This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

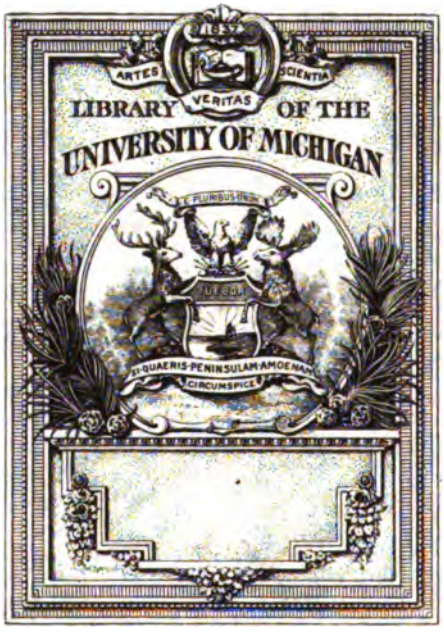
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

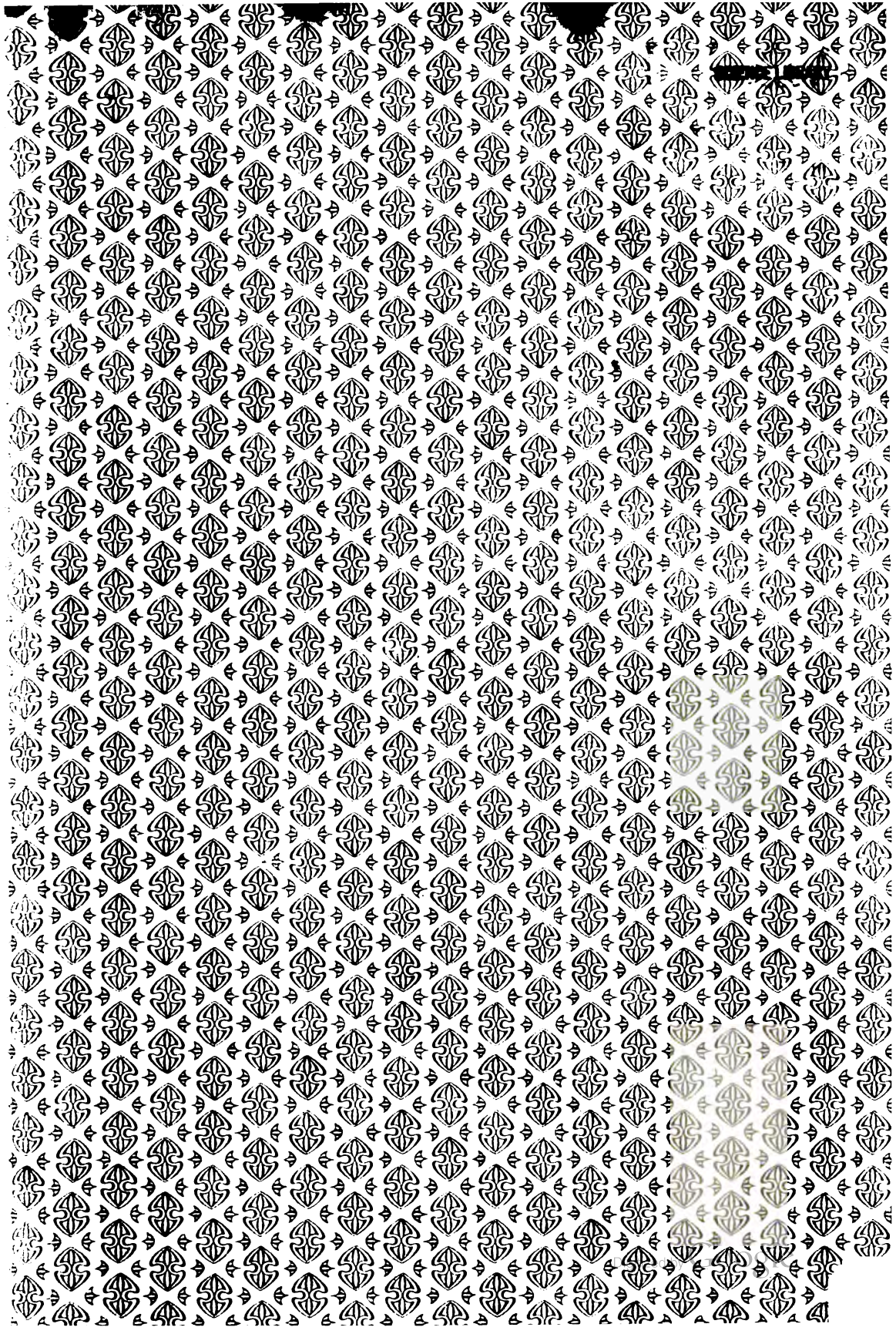
About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

B 485371

Digitized by Google


ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE



Science Library

QK
771
.N43

Digitized by Google

Die Reizleitung

und

die reizleitenden Strukturen

bei den Pflanzen.

123170

Von

Dr. B. Němec,

Privatdocent der Botanik an der k. k. böhmischen Universität in Prag.

Mit 3 Tafeln und 10 Abbildungen im Text.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1901.

Digitized by Google

Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Digitized by Google

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 1

Erster Teil.

Die Fortpflanzung des Wundreizes.

II. Die Fortpflanzung der traumatischen Reaktion . 16
III. Einfluß äußerer Bedingungen auf den traumatischen Reiz 48
IV. Fortpflanzung des Wundreizes, der Reaktion und die Reaktionsfähigkeit der Zellen 62

Zweiter Teil.

Das reizleitende Fibrillensystem.

V. Das Fibrillensystem in der Wurzelspitze von Allium cepa 71
VI. Das Fibrillensystem in der Wurzelspitze anderer Pflanzen und in der Plumula von Panicum . 92
VII. Einfluß äußerer Bedingungen auf die Fibrillen . 109
VIII. Die Funktion der Fibrillen 122
IX. Allgemeine Betrachtungen 139
Tafelerklärung 150

Digitized by Google

Digitized by Google

I. Einleitung.

Es läßt sich nicht bestreiten, daß bei den Pflanzen oft eine Reizleitung vor sich geht, und zwar in verschiedenen Organen und bei verschiedenen Pflanzen. Man gedenke nur der Vorgänge, die sich an Drosera-Blättern leicht beobachten lassen, an reizbare Ranken, Narben etc. Ein besonderes Interesse beanspruchen die Vorgänge, welche auf eine Leitung des heliotropischen Reizes sicher schließen lassen, welche besonders in der bekannten Arbeit von Rothert „Ueber Heliotropismus" eine mustergiltige Bearbeitung fanden. Ebenso interessant ist die Thatsache, daß auch der geotropische Reiz sich fortpflanzen kann (Kohl), obzwar die genialen Versuche, welche Czapek in dieser Richtung ausgeführt hat, nach der neueren Arbeit von Wachtel in ihrer Beweiskraft einigermaßen bezweifelt werden können. Und weiter kann hier des klassischen Materiales, welches Mimosa pudica bietet, gedacht werden, ebenso der neuerdings von Haberlandt näher untersuchten Reizleitung bei Biophytum sensitivum.

Die verschiedenen Prozesse, durch welche die Reizleitung zustande gebracht wird, sind sicher nicht bei allen Pflanzen dieselben. Sicher unterscheiden sich diejenigen, die bei Drosera festzustellen sind, von den bei Mimosa

Digitized by Google

sich abspielenden. Während es sich bei den ersten Pflanzen wahrscheinlich um einen diosmotischen Uebertritt gewisser Stoffe aus einer Zelle in die benachbarte handelt, handelt es sich bei Mimosa nach den klassischen Untersuchungen, die wir Haberlandt verdanken, um die Fortpflanzung von hydrostatischen Druckdifferenzen. Und wenn sich hier der Reiz auch über abgestorbene Pflanzenteile fortpflanzen kann, während dies nach Haberlandt bei Biophytum nicht der Fall ist, so sind auch hier höchst wahrscheinlich die Prozesse, welche die Reizleitung bedingen, ganz verschieden.

Der pflanzlichen Reizleitung gegenüber nehmen die merkwürdigen Leitungen, wie dieselben bei den mit nervösen Leitungsbahnen versehenen Tieren zu beobachten sind, nach den bisherigen Angaben eine prinzipiell verschiedene Stellung ein. Bei den Tieren giebt es nicht nur hoch specifizierte Zellenkomplexe, welche im Dienste der Reizleitung stehen, sondern es zeigt auch das Plasma selbst eine besondere Differenzierung in ein nervöses Leitungsplasma und ein normales Cytoplasma, wenigstens nach den Untersuchungen von Max Schulze, Apáthy, Bethe u. s. w. zu schließen. Es ist nicht zu bezweifeln, daß dem „leitenden Element“ bei den höheren Metazoen eine allgemeine Verbreitung zukommt, es ist auch höchst wahrscheinlich, daß dieses Element, welches sich in der Form von plasmatischen Fibrillen differenziert hat, thatsächlich reizleitend fungiert. Bei den Pflanzen kennen wir keine solche Vorrichtung. Es fehlt hier nach allen bisherigen Angaben ein besonders differenzierter reizleitender Apparat, denn das reizleitende Gewebe, an welches bei Mimosa die Reizleitung geknüpft ist, läßt sich mit den tierischen nervösen Leitungsbahnen nicht vergleichen. Denn diese

Digitized by Google

sind plasmatische, speciell differenzierte Strukturen, welche von der normalen Lebensthätigkeit der Zellen abhängig sind, welche von der Intensität und Qualität der Funktion beeinflußt werden und gewissermaßen autonome Zellenorgane vorstellen.

Wie schon hervorgehoben wurde, lassen sich nach den bisherigen Angaben derartige Differenzierungen bei den Pflanzen nicht nachweisen. Erwägt man die großen Unterschiede im inneren Bau der Tiere und der Pflanzen, so scheint es schon a priori wahrscheinlich zu sein, daß die Pflanzen nichts besitzen können, was mit dem Nervensystem der Metazoen zu vergleichen wäre. Dennoch meinte ich, daß es der Mühe wert ist, zu untersuchen, ob in pflanzlichen Organen, wo eine Reizleitung sicher stattfindet, gewisse Strukturen vorkommen, die sich mit der Reizleitung in Verbindung bringen könnten. Es war ganz klar, daß es nicht wahrscheinlich ist. derartige Strukturen dort aufzufinden, wo sich der Reiz radiär fortpflanzt, also nach allen Richtungen gleichmäßig von der Stelle, wo die Perception geschieht, sondern nur in solchen Organen, wo die Reizleitung nur in gewissen Richtungen vor sich geht, oder in diesen Richtungen mit einer besonders großen Geschwindigkeit. Es läßt sich erwarten, daß, wenn es überhaupt reizleitende Strukturen im Plasma giebt, dieselben in solchen Organen besonders gut zum Vorschein kommen könnten. Allerdings ist es auch denkbar, daß es auch andere Vorrichtungen als plasmatische Strukturen ermöglichen könnten, daß sich die Reizvorgänge in gewisser Richtung in pflanzlichen Zellenkomplexen mit einer besonders großen Geschwindigkeit verbreiten können. So könnte man sich z. B. vorstellen, daß die intercellulären Verbindungen, durch die wahrscheinlich der Reiz aus einer

Digitized by Google

Zelle in die benachbarte geleitet wird, in gewisser Richtung besonders stark oder in einer großen Anzahl entwickelt sind und so eine besonders schnelle Reizleitung in diesen Richtungen zustande kommt. Dabei könnten sich die Reizvorgänge in der Zelle selbst radiär verbreiten. Es ist weiter denkbar, daß die Qualität der plasmatischen Hautschichten an verschiedenen Zellwänden verschieden ist und so die Verbreitung von gewissen Vorgängen in einer Richtung ermöglicht. Eine besonders große Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung könnte auf diese Weise nicht erreicht werden, den Fall ausgenommen, wo die Reizleitung durch den Uebertritt von gelösten Stoffen aus einer Zelle in die benachbarte zustande gebracht wird. Wären jedoch gewisse Strukturen im Protoplasma entwickelt, welche die Reizleitung auf gewisse Bahnen beschränken würden, so könnte dadurch leicht nicht nur eine größere Geschwindigkeit der Reizleitung in gewissen Richtungen, sondern auch eine höhere Intensität der Reizvorgänge selbst erreicht werden. Ich meine, derartige Strukturen wurden bisher gar nicht speciell gesucht und es ist daher auch begreiflich, daß sie nicht gefunden wurden.

Es handelt sich jedoch nicht bloß um das Auffinden von Strukturen, welche sich vielleicht mit der Reizleitung in Zusammenhang bringen ließen, vielmehr ist es wichtig, im Falle daß derartige Strukturen festzustellen sind, ihre physiologische Funktion sicher zu begründen. Es müßte thatsächlich in einem Organe, wo es derartige Strukturen giebt, die Reizleitung der Orientation dieser Strukturen konform in gewissen Richtungen mit besonders großer Geschwindigkeit vor sich gehen, diese Geschwindigkeit müßte jedoch auch an das Vorhandensein der betreffenden Strukturen gebunden sein.

Digitized by Google

Die vorliegende Arbeit enthält die Resultate meiner Untersuchungen, welche sich mit der Lösung einiger soeben berührten Fragen beschäftigen. Ich habe zunächst festgestellt, daß in einigen pflanzlichen Organen thatsächlich die Reizleitung in gewissen Richtungen mit einer besonders großen Geschwindigkeit vor sich geht, und mich weiter bemüht, gewisse plasmatische Strukturen mit dieser Erscheinung in Zusammenhang zu bringen. Natürlich war es nötig, zahlreiche Versuche auszuführen, um zu einer definitiven Einsicht in die festgestellten Thatsachen zu gelangen. Und ich will hier gestehen, daß ich selbst an der Richtigkeit meiner Resultate oft gezweifelt habe, schließlich jedoch von der Richtigkeit derselben vollständig überzeugt wurde.

Zwei Fragen sind es also, die zu beantworten Aufgabe meiner Untersuchungen war. Zunächst ob es Organe giebt, wo sich eine Reizleitung in lebendigen Zellen nachweisen ließe, die in gewissen Richtungen mit einer besonders großen Geschwindigkeit geschieht. Ich habe gleich am Anfang meiner Arbeit an zwei Organe gedacht. Erstens an die Wurzelspitze der Gefäßpflanzen, zweitens an die Plumula der Graskeimlinge. Für die Wurzelspitze war es fast sicher, daß hier eine Reizleitung von der Spitze gegen die älteren Partien hin stattfindet. Ch. Darwin's Annahme, die Reizperception geschehe in der Spitze und werde in die oberen, älteren Partien geführt, wo die Reaktion in der Form einer Krümmung auftritt, fand eine glänzende Bestätigung in Czapek's bekannten Versuchen. Andere Versuche sprechen dafür, daß auch für das Licht, den galvanischen Strom und die relativen Feuchtigkeitsunterschiede die Wurzelspitze empfindlich ist, so daß es nötig ist anzunehmen, daß sich der Reiz von der Spitze in die

Digitized by Google

wachstumsfähigen älteren Partien verbreitet und hier die Reaktion hervorruft. Bei allen diesen Reizvorgängen läßt sich nicht gut nachweisen, ob sie sich radiär oder nur in einer mit der Wurzelachse parallelen Richtung fortpflanzen; nach einigen Versuchen, welche Czapek ausgeführt hat, handelt es sich hier sogar um eine radiäre Fortpflanzung. Bei diesen Reizen läßt sich außerdem die Geschwindigkeit der Reizleitung nur annähernd genau bestimmen, so daß ich bald gezwungen war, die Fortpflanzung eines anderen Reizes zu untersuchen. Ich wählte dazu den Wundreiz. Für denselben konnte ich zunächst die bedeutungsvolle Thatsache feststellen, daß er sich in der Wurzelspitze nur akrofugal verbreitet, wogegen er sich in der akropetalen Richtung gar nicht oder nur sehr wenig verbreitet. Ganz ähnlich verhalten sich nach Rothert's Angaben auch die Plumulae der Graskeimlinge. Die Thatsache, daß sich der Reizvorgang nur basipetal, nicht jedoch akropetal verbreiten kann, hat mich bewogen, die Wurzelspitze sowie die Plumula der Graskeimlinge eingehend zu untersuchen. Allerdings könnte es auch hier sein, daß sich die Vorgänge radiär von der Stelle der Reizperception verbreiten, diese Radien wären jedoch nur basalwärts von der Stelle der eigentlichen Erregung verteilt. Es ist a priori wahrscheinlich, daß auch in diesem Falle keine speciellen reizleitenden Strukturen vorhanden sein müßten, um eine solche Verbreitung der Erregungszustände zu ermöglichen. Doch wird sich aus den speciellen Angaben über die Fortpflanzung des Wundreizes ersehen lassen, daß es thatsächlich ganz bestimmte Richtungen in der Wurzelspitze giebt, in denen die Reizleitung mit einer besonders großen Geschwindigkeit vor sich geht. In den übrigen Richtungen

Digitized by Google

verbreiten sich die Erregungsvorgänge mit viel geringerer Geschwindigkeit oder in anderer Qualität.

Merkwürdigerweise war es mir möglich, ziemlich leicht besondere plasmatische Strukturen festzustellen, welche in ihrem Verlauf mit der Richtung der besonders schnellen Reizleitung übereinstimmten. Obzwar es nahe lag, sofort die beiden Erscheinungen in Zusammenhang zu bringen, so habe ich es doch unternommen, zunächst diesen Zusammenhang experimentell zu begründen. Das war eine schwierige Aufgabe. Ich mußte mich öfters mit indirekten Schlüssen begnügen, doch waren andererseits einige Versuche so unzweideutig, daß ich schließlich zur Ueberzeugung gekommen bin, daß es sich bei den erwähnten plasmatischen Strukturen um einen reizleitenden Apparat handelt. Und diese Ueberzeugung war um so fester, als sich diese Strukturen bei näherer Untersuchung als im Prinzip mit denjenigen übereinstimmend erwiesen haben, die besonders von M. Schulze, Apáthy und Bethe in den Leitungsbahnen zahlreicher Metazoen festgestellt wurden.

Naturgemäß zerfällt meine Arbeit in zwei Teile. Im ersten wird über die Reizleitung, speciell über die Fortpflanzung des Wundreizes in der Wurzelspitze gesprochen, und es wird versucht, nachzuweisen, daß sich hier thatsächlich der Reiz in einer Richtung (basipetal) mit einer hervorragenden Geschwindigkeit fortpflanzt. Ja, er pflanzt sich in gewissen Bahnen fort, welche in der Wurzelspitze eine ganz bestimmte Lage einnehmen. Daneben pflanzt sich jedoch der Reiz auch allseitig fortschreitend (radiär) von der Erregungsstelle fort, jedoch mit einer viel geringeren Geschwindigkeit, auch ruft der in dieser Weise sich verbreitende Reiz eine qualitativ eigenartige Reaktion hervor.

Digitized by Google

Die Verhältnisse der Reizleitung mußten von vornherein eingehend erkannt werden, ehe man zur Beantwortung der zweiten Frage treten konnte, ob es nämlich besondere reizleitende Strukturen giebt. Vom allgemeinen Standpunkte ist ebenfalls die Thatsache, daß der Reiz in gewissen Pflanzenorganen in gewissen, bestimmten Richtungen mit einer besonders großen Geschwindigkeit geleitet wird, wichtig. Ich habe daher in der vorliegenden Arbeit ebenso eingehend die Reizleitung, besonders die Fortpflanzung des Wundreizes geschildert, wie die reizleitenden Strukturen selbst. Denn zum Verständnis der Funktion derselben ist eine Kenntnis der Reizleitung unbedingt nötig. Obzwar nun die meisten Resultate, welche sich auf die Reizleitung beziehen, eigentlich nur für die Leitung des Wundreizes gelten, so setzt dies den Wert unserer Resultate nicht herab, da es sich uns in erster Reihe um die Reizleitung überhaupt handelt, wobei biologische Zweckmäßigkeiten außer acht gelassen werden müssen. Wir werden es übrigens versuchen, unsere Resultate auch auf die Leitung anderer Reize anzuwenden. Für unsere Zwecke ist der Wundreiz jedoch besonders darum sehr geeignet, weil die Reaktion, welche durch denselben ausgelöst wird, durch gewisse formale Veränderungen des Zellinhaltes zu Tage tritt, daher sie sich ziemlich leicht in ihrer topographischen Verbreitung feststellen läßt.

Ehe ich jedoch zu den speciellen Angaben übergehen werde, will ich einige Bemerkungen den benutzten Methoden, dem Untersuchungsmaterial, sowie den bisherigen wichtigeren hier in Betracht kommenden Arbeiten widmen.

1) Der traumatische Reiz und die traumatische Reaktion. Daß die Verwundung in den intakten benachbarten Zellen als ein Reiz wirkt, der gewisse formale

Digitized by Google

Veränderungen des Zellinhaltes hervorruft, läßt sich schon aus Frank's[1]) Arbeit ersehen, in welcher dieser Verfasser Mitteilungen über den Einfluß der Verwundung auf die Bewegungen und Stellungen der Chlorophyllkörper giebt. Für die Blätter von Elodea canadensis wird die interessante Beobachtung registriert, daß sich die durch den Wundreiz bewirkte Veränderung in der Stellung der Chlorophyllkörper schneller in der Umgebung des Gefäßbündels verbreitet als in den übrigen Blattteilen. Für unseren Gegenstand ist jedoch viel wichtiger die bekannte Arbeit von Tangl[2]) über die Bewegungen des Protoplasmas und der Zellkerne infolge der Verwundung. Als Material benutzte Tangl zu seinen Untersuchungen die Zwiebelschuppen von Allium cepa. Er verwundete dieselben mit Hilfe eines scharfen Messers durch Median- und Längsschnitte und untersuchte dann die Epidermis kürzere oder längere Zeit nach der Verwundung. Es hat sich da herausgestellt, daß sich unterdessen die Kerne sowie das Protoplasma in Bezug auf die Wundfläche ganz bestimmt orientirt hatten. Und zwar lagen die Zellkerne denjenigen Zellwänden an, welche der Wundfläche zugekehrt waren. In dieser Richtung hat sich auch das Protoplasma stark angesammelt. Diese Umlagerung tritt zunächst in den an die verwundeten direkt benachbarten Zellen auf, pflanzt sich jedoch auch auf die zweite, später sogar dritte

1) Frank, B., Ueber die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle und deren innere und äußere Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 8, 1872.

2) Tangl, E., Zur Lehre von der Kontinuität des Plasmas im Pflanzengewebe. Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 90, 1884.

Digitized by Google

Zellreihe fort. In 12—15 Stunden nach der Verwundung verbreitet sich diese Umlagerung bis auf 0,5 mm von der Schnittlinie, allerdings zeigt sich die Reaktion in der äußersten Zellreihe nur in einer Plasmaanhäufung. In diesen Zellen stellen sich jedoch die normalen Verhältnisse wieder in 48 Stunden ein, in den der Wundfläche direkt anliegenden intakten Zellen bleiben jedoch die durch die Verwundung hervorgebrachten Umlagerungen permanent erhalten. Nach 5—7 Tagen stellen sich sonst wieder die ursprünglichen normalen Verhältnisse ein. Die Bewegung der Zellkerne zur Wundfläche ist nicht von der in derselben Richtung vor sich gehenden Plasmaanhäufung abhängig, denn öfters bemerkt man schon eine beträchtliche Anhäufung früher, als sich der Kern zu bewegen beginnt, andererseits kann in Zellen, welche ziemlich weit von der Wundfläche entfernt sind, eine recht ansehnliche Plasmaansammlung stattfinden, ohne daß sich der Kern überhaupt gegen die Wundfläche bewegt. Die soeben beschriebenen Umlagerungen bezeichnet Tangl als traumatrope.

Diese wichtigen Beobachtungen wurden vor 2 Jahren von Nestler[1]) nicht nur bestätigt, sondern eingehend bei zahlreichen Pflanzen aus verschiedenen systematischen Grüppen untersucht und theoretisch diskutiert. Die Verwundung geschah nicht nur mit Hilfe eines feinen scharfen Messers und Einstechens mit feinen Glasnadeln, sondern auch durch Brandwunden mit Hilfe eines Brennglases. Es hat sich nun herausgestellt, daß die traumatrope Umlagerung eine im Pflanzenreiche allgemein verbreitete Erscheinung

---

1) Nestler, A., Ueber die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas. Sitzb. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, 1898.

Digitized by Google

ist. Sie wurde bei mono- und dicotylen Pflanzen beobachtet, auch bei einigen höheren Algen; bei den Gefäßpflanzen wurde dieselbe in Blatt-, Stengel- und Wurzelorganen, und zwar sowohl in den Zellen des Haut- als auch des Grundgewebes festgestellt. Die Reaktion erstreckte sich auf eine beschränkte Entfernung von der Wunde, meistens auf 0,5—0,7 mm. Die Umlagerung beginnt ziemlich früh nach der Verwundung. Schon nach 2 Stunden ließen sich (bei Sphacellaria) Veränderungen sehen, in anderen Fällen nach 6 Stunden. Das Maximum der Reizwirkung wird etwa nach 48 Stunden erreicht, dann tritt ein Stillstand ein und später beginnt die Rückwanderung in die normale Lage. Diese wird jedoch erst nach mehreren Tagen (5—17) erreicht, in der ersten, bisweilen auch in der zweiten intakten Zelle ist jedoch manchmal die Umlagerung bleibend, permanent.

Nestler gelangt zu dem Schlusse, daß sich die traumatrope Umlagerung des Zellkernes und des Protoplasmas nicht auf mechanische Weise erklären läßt, daß es vielmehr eine Reizbewegung ist, welche an den lebenden Protoplasten gebunden ist. Die Reaktion tritt jedoch nicht in allen Zellen auf, z. B. nie in den Schließzellen der Spaltöffnungen.

Die traumatrope Umlagerung läßt sich ziemlich leicht und sicher beobachten. In einem homogenen Gewebe kann sie nun ein sehr gutes Mittel sein, um die Geschwindigkeit der Fortpflanzung des Wundreizes zu ermitteln; man muß nur mit der Möglichkeit rechnen, daß die Intensität des Wundreizes mit der steigenden Entfernung von der Wundfläche abnimmt, weiter daß der Beginn der Reaktion erst eine gewisse Zeit nach Beginn der Reizung auftritt, und daß diese Zeit je nach der Intensität des Reizes verschieden

Digitized by Google

lange dauern kann. Dies ist die Reaktionszeit, welche sich natürlich in unserem Falle nicht gut von der Präsentationszeit trennen läßt.

Für homogene Gewebe, d. h. für solche, welche aus gleich gestalteten Zellen zusammengesetzt sind, hat schon Nestler (l. c.) die Beobachtung gemacht, daß sich in denselben die traumatropische Reaktion gleichmäßig radiär von der Schnittfläche verbreitet, wie dies z. B. aus seiner Fig. 8 (l. c.), welche sich auf die Epidermiszellen der Blattoberseite von Tradescantia zebrina bezieht, hervorgeht. Hier verbreitet sich radiär von der verwundeten Zelle die traumatrope Reaktion und wohl auch der Wundreiz in allen, in diesem Gewebe verlaufenden Radien mit gleicher Geschwindigkeit. Ich wählte zu meinen Untersuchungen die Wurzelspitzen. Dieselben werden von einem meist noch nicht definitiv ausgebildeten Gewebe gebildet, dasselbe ist jedoch nicht homogen. Erstens ist es in Bezug auf die Längsachse der Wurzelspitze polar ausgebildet, seine Teilungs- und Regenerationsfähigkeit vergrößert sich im allgemeinen in der Richtung gegen den Vegetationspunkt (abgesehen von einer kleinen demselben anliegenden Zone), weiter nimmt in dieser Richtung die Wachstumsintensität der Zellen allmählich ab, andererseits besteht die Wurzelspitze aus verschiedenen Zellschichten, welche der Oberfläche parallel angeordnet sind und beträchtlich voneinander differieren können. Die Wurzelspitze versprach daher ein gutes Material in Bezug auf eventuelle Verschiedenheiten in Geschwindigkeit der Reizleitung und Verbreitung der traumatropen Reaktion zu sein.

Die Methode der Verwundung bestand darin, daß ich den Wurzeln in verschiedener Entfernung von dem Vegetationspunkt (vor oder hinter demselben) mit Hilfe eines

Digitized by Google

feinen, scharfen Messers die Spitze abgeschnitten habe, weiter daß ich denselben quere seitliche mehr oder weniger tiefe Einschnitte beigebracht habe oder dieselben parallel mit der Hauptachse median oder lateral gespalten habe. Es wurden die Wurzelspitzen schließlich mit einer feinen Glasnadel in verschiedenen Richtungen angestochen oder auch ganz durchstochen. Nach der Verwundung wurden die Wurzelspitzen in verschiedenen Zeitintervallen in Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiert [1]), mit Parakarmin gefärbt, in Paraffin eingebettet, geschnitten und untersucht. Oefters wurden die Schnitte nachgefärbt.

Es ist ein großer Vorteil der benutzten Fixierungsflüssigkeit, daß sie ziemlich schnell in die Wurzelspitzen eindringt und die topographischen Verhältnisse ziemlich naturgetreu fixiert. Nur muß man später die Flüssigkeiten sehr vorsichtig austauschen, besonders den Alkohol, um nachträgliche Schrumpfungen zu vermeiden. Wichtig war es, sich zu überzeugen, daß die Richtung, in welcher die Flüssigkeit eindringt, nicht mit den später zu beschreibenden Umlagerungen zusammenhängt. Daher habe ich Wurzelspitzen von verschiedener Länge sowie Teilstücke verschiedener Größe fixiert, mich jedoch von der Zuverlässigkeit der Flüssigkeit, die ich sonst an zahlreichen Objekten ausprobiert habe, überzeugt. Die Präparate können uns belehren, wie weit sich die traumatrope Reaktion in einer bestimmten Zeit verbreitet hat, in welchen Zellen sie schwach oder stärker auftritt, in welchem Gewebe sie überhaupt ausbleibt. Durch Kombination zahlreicher Präparate

---

1) Die Zusammensetzung dieser Fixierungsflüssigkeit habe ich in den Jahrbüchern f. wiss. Bot., Bd. 31, p. 314, angegeben.

Digitized by Google

aus Wurzeln, welche in verschiedener Weise verwundet wurden, bekommt man eine Vorstellung, wie schnell und in welchen Bahnen sich die Reaktion fortpflanzt.

2) Die reizleitenden Strukturen. Obzwar, wie schon hervorgehoben wurde, Haberlandt[1]) ein Zellensystem bei Mimosa pudica bekannt gemacht hat, welches speciell der Reizleitung dient, ist es sicher nicht zulässig, dasselbe mit einer tierischen nervösen Leitungsbahn zu vergleichen. Es scheint nämlich, daß das lebende Protoplasma hier an der eigentlichen Leitung nicht beteiligt ist. Im Protoplasma selbst wurden bisher keine Strukturen beobachtet, welche sich mit der Reizleitung in direkten Zusammenhang bringen ließen. Es muß hier nur einer Angabe gedacht werden, die man in der angeführten Arbeit Nestler's findet und welche sich auf die Epidermiszellen der Blattoberseite von Tradescantia zebrina bezieht. Hier stehen nämlich die Zellkerne der gereizten Geweberegion durch je einen Plasmafaden in direkter Verbindung miteinander. Man könnte wohl denken, daß entweder dieser Plasmafaden den Reiz leitet oder ein Ausdruck der Reizfortpflanzung ist, doch bedarf der Gegenstand einer weiteren Prüfung. Es ist bekannt, daß die Protoplasten benachbarter Zellen durch sehr feine intercelluläre Plasmabrücken in Verbindung stehen, und es ist höchst wahrscheinlich, daß durch dieselben auch die meisten Reize fortgepflanzt werden. Da jedoch besonders die neueren Untersuchungen[2]) gezeigt haben, daß alle Zellen eines Individuums durch diese Fäden in Verbindung stehen, ist es wahrscheinlich,

1) Haberlandt, G., Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze, Leipzig 1890.

2) Kuhla, F., Die Plasmaverbindungen bei Viscum album. Bot. Ztg., Jahrg. 58, 1900.

Digitized by Google

daß sich bei allseitig gleichmäßiger Ausbildung der Plasmabrücken die Reize allseitig radiär fortpflanzen würden; wenn jedoch qualitative oder quantitative Unterschiede in der Ausbildung der Plasmabrücken in Bezug auf gewisse Richtungen entwickelt wären, so könnte die Intensität der Reizfortpflanzung in gewissen Richtungen größer resp. kleiner sein als in anderen. Diese Unterschiede in der Geschwindigkeit könnten noch gesteigert werden, wenn durch die Zellen besondere plasmatische Bahnen verlaufen würden, welche diejenigen Stellen der Zellwände verbinden würden, welche durch intercelluläre Brücken ausgezeichnet sind, die (qualitativ oder quantitativ) zur Reizleitung aus einer Zelle in die benachbarte besonders geeignet sind. Und eben solche plasmatische Bahnen ließen sich ganz gut mit tierischen nervösen Leitungsbahnen vergleichen. Die vorliegende Arbeit soll nun zeigen, daß es thatsächlich solche Bahnen giebt.

Zur Auffindung dieser reizleitenden Strukturen war es nötig, die untersuchten Pflanzenorgane eingehend cytologisch zu studieren. Schon vor längerer Zeit habe ich Strukturen beobachtet und beschrieben, die ich jetzt als reizleitende betrachte. Schon in einer 1897 publizierten Arbeit[1]) habe ich über besondere Plasmastrukturen in ruhenden Zellen geschrieben, in welchen sich faserige Differenzierungen feststellen lassen, später habe ich dieselben speciell in den Wurzelspitzen von Allium cepa gesehen[2]) und als einen sich abweichend färbenden, durch

1) Němec, B., Cytologische Untersuchungen an Vegetationspunkten der Pflanzen. Sitzb. d. böhm. Ges. d. Wiss., Prag 1897, p. 6.

2) Němec, B., Ueber die karyokinetische Kernteilung in der Wurzelspitze von Allium cepa. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 33, p. 316.

Digitized by Google

die Zelle sich ziehenden plasmatischen Streifen beschrieben, der auch während der Kernteilung erhalten bleibt. Dies bezieht sich auf langgestreckte Zellen des Procambiums, ich fand jedoch derartige Strukturen auch in den älteren Zellen des Rindenparenchyms, wo dieselben oft distinkt faserig differenziert sind.

Obzwar die meisten Untersuchungen an fixiertem Material angestellt wurden, habe ich mich auch bemüht, in vivo zu beobachten, und es werden später diesbezügliche Resultate mitgeteilt werden.

Erster Teil.

Die Fortpflanzung des Wundreizes.

II. Die Fortpflanzung der traumatischen Reaktion.

Als Untersuchungsmaterial benutzte ich zunächst die Wurzelspitzen der relativen Hauptwurzeln von Allium cepa. Diese Pflanze eignet sich zum Studium der traumatropen Umlagerungen des Zellkernes und des Protoplasmas nicht nur wegen der großen Elemente, sondern auch darum, weil man zu jeder Zeit ein reiches Material von gleichartigen, von demselben Individuum stammenden Wurzeln haben kann. Die Zwiebeln verschiedener Rassen wurden einfach auf Brunnenwasser gesetzt und im Dunkeln „keimen“ gelassen. Es brechen bald zahlreiche Wurzeln aus der unteren Fläche der verkürzten Zwiebelachse hervor und wachsen im Dunkeln, wenn man nur nach je 12 Stunden das Wasser erneuert, sehr schnell. Ich benutzte zu meinen Experimenten gewöhnlich Wurzeln, die eine Länge von 4—5 cm erreicht haben.

Die Wurzeln von Allium cepa sind mit einer Haube

Digitized by Google

versehen, welche den eigentlichen Wurzelkörper noch in einer Entfernung von 2—3 mm vom Vegetationspunkt umhüllt. Am Vegetationspunkt trifft man eine nicht immer regelmäßig in orthogonalen Trajektorien angeordnete Zellgruppe, welche die Initialen der Wurzelhaube sowie des Dermatogens, Periblems und Pleroms des eigentlichen Wurzelkörpers vorstellt. Die Wurzeln zeigen an einem Querschnitt, der in der Stelle geführt wurde, wo die Zellreihen schon parallel verlaufen, eine äußere Schicht von schmalen Dermatogenzellen, eine hypodermale Zellschicht, weiter ein aus 9, 10 (selten 11) Zellschichten bestehendes Periblem; dann folgt die Endodermis, das Pericambium und schließlich das Plerom, aus welchem sich der axile Bündelstrang entwickelt. Derselbe ist pentarch oder hexarch. Im Plerom sind besonders auffallend große Zellen, die in regelmäßigen Reihen vom Vegetationspunkt an longitudinal verlaufen und aus denen sich später die Gefäße bilden. In der meristematischen Wurzelspitze sind sie jedoch von lebendem Plasma erfüllt, führen einen großen, normalen Kern, ihre Teilungsfähigkeit erlischt jedoch bald. Es giebt eine centrale solche Reihe, seltener, und dies besonders bei hexarchen Wurzeln, giebt es zwei; dann mehrere periphere, in den Radien der künftigen Holzpartien gelegene. Diese sind kleiner, die Weite ihrer Zellen beträgt z. B. 0,03 mm, diejenige der centralen Zellen bis 0,04 mm.

Die meristematische Partie der Wurzelspitze ist bei verschiedenen Rassen der Pflanze verschieden lang. Sie mißt bei den durch größere, plattgedrückte Zwiebeln ausgezeichneten Rassen etwa 2 mm, bei den Rassen, welche kleinere und höhere Zwiebeln haben, 1,5 mm. Mit dem Alter der Wurzeln nimmt gewöhnlich die Länge der meristematischen Partie ab. In allen Zellen dieser Partie be-

Digitized by Google

findet sich der Kern unter normalen Verhältnissen in der Mitte der Zelle. Ausgenommen sind die Zellen des Hypoderms, wo öfters der Kern vor der Teilung in den hinteren Teil der Zelle rückt[1]).

1) Versuche mit der Braunschweiger Rasse. Es wurden Zwiebeln in eine Knop'sche normale Nährflüssigkeit in Hyacinthengläser gesetzt. Später wurde gewöhnliches Leitungswasser benutzt, um vielleicht den Einfluß der in größerer Menge in der Nährlösung enthaltenen Stoffe zu eliminieren. Es haben sich jedoch keine Unterschiede, die hier in Betracht kommen könnten, herausgestellt. Die Wurzeln wuchsen im Dunkeln bei einer zwischen 19° C und 21° C schwankenden Temperatur. Nachdem sie eine Länge von 2,5 cm erreicht hatten, wurden ihnen (bei einer Temperatur von 20° C) mit einem scharfen Messer die Spitzen abgeschnitten. Der Schnitt wurde entweder direkt durch den Vegetationspunkt geführt oder ein wenig hinter demselben. Die Wurzelspitzen wurden $^1/_4$, $^1/_2$, $^3/_4$ und 2 Stunden nach der Verwundung fixiert. Sie verblieben auch nach der Verwundung im Wasser und im Dunkeln. Zum Fixieren wurde die schon oben erwähnte Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure benutzt.

Es mag hier noch daran erinnert werden, daß unter normalen Umständen die Zellen der dem Vegetationspunkt nahe liegenden Partien der Wurzelspitze von einem mit winzigen Vakuolen versehenen Protoplasma erfüllt sind. An Präparaten jedoch, welche $^1/_4$ Stunde nach der Verwundung fixiert wurden, zeigen die dicht der Wundfläche anliegenden Zellen große Vakuolen, das Plasma erscheint gelatinös-homogen und ist auffallend an den der Wunde zugekehrten

1) Němec, B., l. c. p. 332.

Digitized by Google

Membranen angesammelt. Die Kerne sind ebenfalls gegen die Wundfläche verschoben. Dies bezieht sich auf drei bis vier der Wundfläche benachbarte Zellschichten. In den weiteren Zellen giebt es keine feststellbaren Veränderungen, erst wieder in einer ziemlich großen Entfernung von der Wunde zeigen die Zellen ein gegen die Wundfläche angehäuftes, intensiv gefärbtes Protoplasma, in noch größerer Entfernung sind auch die Kerne in dieser Richtung verschoben, und die Zellen bieten somit ein typisches Bild der traumatropen Reaktion. Die Kerne sind da oft der gegen die Wunde liegenden Membran angeschmiegt, das Protoplasma in derselben Richtung dicht angehäuft. Entfernt man sich von der Wundfläche weiter, so sieht man in den Zellen nur schwach verschobene Kerne, dann kommt man in Partien, wo die Kerne das Centrum der Zellen einnehmen und nur das Protoplasma eine traumatrope Umlagerung aufweist. Endlich kommt man zu Zellen, welche ganz normal aussehen. Die eben geschilderten Verhältnisse gelten für die inneren Periblemschichten und für den Fall, daß der Schnitt direkt hinter dem Vegetationspunkt quer geführt wurde. Die äußerste Zelle, welche noch eine Verschiebung des Zellkernes gegen die Wundfläche zeigt, ist von derselben 1,1 mm, die der Wunde nächstliegende 0,77 mm entfernt. Somit ist die ganze Zone, in welcher alle Zellen eine traumatrope Reaktion aufweisen, 0,33 mm lang und von der Wundfläche selbst durch eine 0,7 mm lange Zone getrennt, welche keine traumatrope Reaktion zeigt, diese ebenfalls durch eine etwa 0,07 mm lange Zone, in welcher eine traumatrope Reaktion, verbunden mit einer Vakuolisation des Protoplasmas, zu sehen ist, von der Wunde getrennt. Es ist wichtig, zu bemerken, daß die Zellen der 0,33 mm langen Zone, in welcher eine typische

Digitized by Google

traumatrope Reaktion festzustellen ist, normale Vakuolen in ihrem Protoplasma aufweisen.

Aehnliche Verhältnisse lassen sich in den großen Zellreihen des Pleroms beobachten. Die äußerste Zelle, welche noch eine Verschiebung des Kernes gegen die Wundfläche hin zeigt, ist von derselben 1,06 mm entfernt. Die ganze Partie, in welcher die traumatrope Reaktion auftritt, ist 0,44 mm lang. Wie gesagt, gilt dies alles für eine Wurzel, welche durch einen direkt hinter dem Vegetationspunkt quer geführten Schnitt verwundet wurde.

Die Entfernungen, bis auf welche sich die traumatrope Reaktion erstreckt, sowie die Längen der diese Reaktion zeigenden Zonen sind bei verschiedenen Wurzeln, welche $^1/_4$ Stunde nach der Verwundung fixiert wurden, ziemlich gleich groß. Es ist besonders interessant, hervorzuheben, daß die Entfernung kleiner ist, wenn der Schnitt nicht direkt hinter dem Vegetationspunkt, sondern in einer größeren Entfernung von demselben geführt wurde. So verbreitete sich in einer Wurzel, bei welcher der Schnitt 0,2 mm hinter dem Vegetationspunkt geführt wurde, die traumatrope Reaktion im mittleren und inneren Periblem nur auf 0,94 mm, in der centralen Reihe der großen Pleromzellen auf 1,05 mm. Die Partie, in welcher eine typische traumatrope Reaktion zu sehen ist, mißt 0,25 mm.

In einigen Wurzeln wurde der Schnitt 0,1—0,15 mm vor dem Vegetationspunkt, also durch die Wurzelhaube geführt. Dennoch zeigte sich im eigentlichen Wurzelkörper eine deutliche und starke traumatrope Reaktion; dieselbe reichte z. B. im inneren Periblem bis auf 0,99 mm, im Plerom 1,01 mm von der Wundfläche. Es ließ sich nicht beobachten, daß die Verschiebung des Zellkernes oder die Anhäufung des Protoplasmas kleiner wäre, als wenn der

Digitized by Google

Vegetationspunkt selbst oder der eigentliche Wurzelkörper verwundet wird.

Ziemlich ähnliche Verhältnisse lassen sich an Wurzeln konstatieren, welche $^1/_2$ Stunde nach der Verwundung fixiert wurden. Es läßt sich jedoch ganz sicher feststellen, daß jene Zone, welche eine typische traumatrope Reaktion zeigt, von der Wundfläche weiter verschoben ist. Eine Wurzel, welche 0,1 mm hinter dem Vegetationspunkt durch einen queren Schnitt verwundet wurde, zeigt eine deutliche traumatrope Reaktion im inneren Periblem noch in einer Entfernung von 1,05 mm von der Wunde. Bei einer anderen ebenso verwundeten reicht die Reaktion bis 1,15 mm von der Wundfläche. Im Plerom reicht die Reaktion bis 0,99 resp. 1,03 mm weit. Die ganze Zone, in welcher eine typische traumatrope Reaktion festzustellen ist, mißt im Periblem 0,39 oder 0,4 mm. Eine andere Wurzel wurde so verwundet, daß der Schnitt 0,2 mm hinter dem Vegetationspunkte geführt wurde. Im Periblem reichte die Reaktion bis 1,09 mm, im Plerom 0,94 mm weit von der Wunde. Die Zone, welche eine typische traumatrope Reaktion zeigte, war 0,66 mm lang. Es war jedoch leicht zu konstatieren, daß der Wundreiz sich noch weiter verbreitet hat, denn noch in einer Entfernung von 0,05—0,09 mm von den Zellen, in welchen eine deutliche Kernverschiebung zu sehen war, konnte man eine Plasmaansammlung an den Wänden, welche der Wunde zugekehrt waren, beobachten. Die ganze Zone, in welcher sich die traumatrope Reaktion eingestellt hat, ist 0,93—0,97 mm lang.

Während der nächsten Viertelstunde verschiebt sich die durch eine traumatrope Reaktion ausgezeichnete Zone nur wenig weiter von der Wundfläche. In einer Wurzel, welche

Digitized by Google

durch einen direkt den Vegetationspunkt treffenden Schnitt[1]) verwundet wurde, ist die äußerste Zelle im Periblem, welche noch eine deutliche Verschiebung des Zellkernes zeigt, von der Wundfläche 1,27 mm, im Plerom 1,16 mm entfernt. Die ganze Zone, in welcher eine traumatrope Reaktion zu sehen ist, ist im Periblem 0,5 mm, im Plerom 0,6 mm lang. In einer anderen Wurzel, welche ein wenig (0,1 mm) hinter dem Vegetationspunkt verwundet wurde, läßt sich die Reaktion im Periblem in einer Entfernung von 1,21 mm, im Plerom 1,1 mm von der Wundfläche konstatieren. Die Zone ist in diesem 0,55 mm, in jenem 0,5 mm lang.

In anderen Wurzeln fand ich folgende Verhältnisse:

	im Periblem (mm)								im Plerom (mm)		
a)	Entf.	von	der	Wundfläche	1,16,	Länge	der	Zone	0,61	0,88	0,5
b)	„	„	„	„	1,17,	„	„	„	0,9	1,11	0,6
c)	„	„	„	„	1,15,	„	„	„	0,5	1,1	0,5

Besonders müssen Fälle hervorgehoben werden, wo die Wurzel ziemlich weit hinter dem Vegetationspunkte verwundet wurde. Es ist nämlich unter solchen Verhältnissen auffallend, daß die traumatrope Reaktion nicht so weit von der Wundfläche reicht, wie in Zellen, die nahe am Vegetationspunkt verwundet wurden, ebenso daß auch die Zone, in welcher die traumatrope Reaktion zu sehen ist, verhältnismäßig kurz ist. In einer Wurzel, die 0,5 mm hinter dem Vegetationspunkt verwundet wurde, läßt sich

1) In allen Wurzeln, denen die Spitze noch vor der Partie abgeschnitten wurde, wo die Zellenreihen parallel gerade zu verlaufen beginnen, läßt sich die Lage des Vegetationspunktes ganz gut durch die Rekonstruktion der Periklinen bestimmen.

Digitized by Google

im inneren Periblem eine traumatrope Reaktion 0,88 mm, im Plerom 0,605 mm weit von der Wundfläche beobachten. Die Länge der Zone, welche die Reaktion zeigt, beträgt 0,33 mm. Eine andere Wurzel wurde 0,9 mm hinter dem Vegetationspunkt verwundet, die Reaktion reicht im Periblem bis 0,72 mm, im Plerom 0,5 mm von der Wundfläche.

Nicht beträchtlich weiter reicht die Reaktion in Wurzeln, welche 2 Stunden nach der Verwundung fixiert wurden. Dennoch ist eine kleine Verschiebung der eben traumatropisch reagierenden Zone unverkennbar; es wurden fünf Wurzeln gemessen, und an denselben reichte die Reaktion im Periblem 1,27—1,32 mm, im Plerom 1,10—1,15 mm weit von der Wundfläche.

Die Länge der in traumatropischer Reaktion begriffenen Zone beträgt im Periblem 0,609—0,72 mm. Im Plerom läßt sie sich nicht sicher bestimmen, da diese Zone in der Richtung zur Wundfläche nicht scharf genug abgegrenzt ist.

Es läßt sich nicht bezweifeln, daß diese eben geschilderten Verschiebungen der Zellkerne und Anhäufungen des Protoplasmas durch den Wundreiz hervorgerufen wurden und folglich eine Reaktion auf denselben vorstellen. Denn in normalen, nicht verwundeten Wurzeln, welche von derselben Pflanze, wie die verwundeten, stammten, befanden sich die Zellkerne fast ausnahmslos im Centrum der Zellen, ebenso ist das Cytoplasma gleichmäßig in der Zelle verbreitet. Um Artefakte kann es sich nicht handeln, denn an Wurzeln, welche verwundet und sofort fixiert wurden, ließen sich keine regelmäßigen Verschiebungen des Zellkernes oder plasmatische Ansammlungen erkennen. Vielmehr traten jene Verschiebungen immer in Wurzeln auf,

Digitized by Google

welche verwundet und nach einer gewissen Zeit fixiert wurden. Wenn der Kern dann eine Verschiebung aus seiner centralen Lage zeigte, so war er immer in der Richtung zu der Wundfläche verschoben. In derselben Richtung waren auch die plasmatischen Ansammlungen orientiert. Es ist also sicher, daß es sich um eine Folge der Verwundung handelt, und zwar um eine traumatrope Reaktion, wie dieselbe Tangl und Nestler beschrieben haben. Es muß angenommen werden, daß der Reiz, welcher durch eine in der Nähe des Vegetationspunktes angebrachte Verwundung entstanden ist, von der Wundfläche bis in jene Entfernung sich fortgepflanzt haben mußte, wo noch eine traumatrope Reaktion sich beobachten läßt. Wie aus den oben angeführten Daten zu ersehen ist, kann sich der Wundreiz in einer Viertelstunde bis 1,1 mm weit verbreiten und eine Reaktion hervorrufen. Thatsächlich muß er sich schneller fortgepflanzt haben, denn wir müßten von den 15 Minuten noch die Reaktionszeit abrechnen, um die richtige Geschwindigkeit der Reizverbreitung zu erkennen. Aber auch dann, wenn die Reaktionszeit für unseren Fall ganz klein wäre, so daß sich thatsächlich der Wundreiz etwa in 15 Minuten in eine Entfernung von 1,1 mm verbreiten könnte, wäre die Geschwindigkeit im Vergleich mit der von Tangl und Nestler gefundenen eine ungewöhnlich große. Bei Allium cepa fand ja Tangl, daß sich die traumatrope Reaktion in 12—15 Stunden in eine Entfernung von 0,5 mm verbreitet, wobei sich aus anderen Angaben schließen läßt, daß an dieser geringen Geschwindigkeit der gleiche Anteil der langsamen Reizleitung wie der ziemlich langen Reaktionszeit zukommt. Die Geschwindigkeiten, welche Nestler für die Verbreitung des Wund-

Digitized by Google

reizes festgestellt hat, sind nicht größer als die von Tangl gefundenen.

Der Wundreiz pflanzt sich also in der Wurzelspitze von Allium cepa mit einer ungewöhnlich großen Geschwindigkeit fort. Dabei ist ein Umstand besonders auffallend, daß nämlich schon nach einer Viertelstunde die Zone, welche eine traumatrope Reaktion zeigt, von der Wundfläche durch eine ziemlich lange Zone getrennt ist, in welcher die Zellen ganz normal beschaffen sind, wo also weder eine plasmatische Ansammlung noch eine Verschiebung des Zellkernes zu sehen ist. Vergleicht man die Entfernungen, in welchen die traumatrope Reaktion beginnt und aufhört, so findet man, daß die reagierende Zone sich allmählich von der Wundfläche entfernt. Dies bedeutet, daß in den der Wundfläche zugekehrten Zellen die traumatrope Reaktion zurückgeht, hingegen am distalen Ende der Zone auf immer weitere Zellen sich erstreckt. Es ist also wahrscheinlich, daß auch in der Partie, welche die reagierende Zone von der Wundfläche trennt, die Zellen transitorisch traumatrop reagieren, die Reaktion ist jedoch schon in der Viertelstunde rückgängig gemacht worden. Die Kerne machen also eine Bewegung gegen die Wundfläche und zurück, und diese Erscheinung pflanzt sich gegen die älteren Teile der Wurzelspitze fort. Dies haben auch andere Versuche bestätigt.

Um eine Uebersicht zu ermöglichen, habe ich die oben angeführten Zahlen in einer Tabelle zusammengestellt. In derselben sind sowohl die Entfernungen der äußersten eine Reaktion eine gewisse Zeit nach der Verwundung zeigenden Zellen, als auch die Länge der reagierenden Zonen (in Millimetern) angegeben.

Digitized by Google

	Verwundet und fixiert nach	Periblem		Plerom	
		Entf. v. der Wunde	Länge der Zone	Entf. v. der Wunde	Länge der Zone
a	15 Min.	1,10	0,33	1,16	0,44
	„	0,94	0,25	1,05	—
	„	1,01	—	0,99	—
	30 Min.	1,05	0,39	0,99	—
	„	1,15	0,40	1,03	—
b	„	1,09	0,66	0,94	—
	45 Min.	1,27	0,50	1,16	0,60
	„	1,21	0,50	1,10	0,55
	„	1,16	0,61	0,88	0,50
	„	1,17	0,90	1,11	0,60
	„	1,15	0,50	1,10	0,50
c	„	0,88	0,33	0,61	—
d	„	0,72	0,44	0,50	—
	120 Min.	1,27	0,61	1,10	—
	„	1,32	0,72	1,15	—

Die mit *b*, *c*, *d* bezeichneten Wurzeln können nicht direkt mit den übrigen verglichen werden, da hier der Schnitt etwas anders als bei den übrigen geführt wurde, die mit *a* bezeichnete Wurzel war außerordentlich stark und üppig.

Es erhellt aus dieser Tabelle, daß sich mit der steigenden Zeit im ganzen auch die Reaktion von der Wundfläche entfernt. Jedoch nimmt die Geschwindigkeit der Fortpflanzung sehr rasch ab, denn während sich die Reaktion in der ersten Viertelstunde etwa in eine Entfernung von 1 mm verbreitet hat, verbreitet sie sich in der weiteren halben Stunde kaum um 0,20 mm weiter, es hat sich die Reaktion also in der ersten Viertelstunde mit einer etwa 10mal größeren Geschwindigkeit verbreitet als in der darauffolgenden halben Stunde. Weiter sieht man, daß die eben reagierende Zone allmählich länger wird. Dies läßt sich so erklären, daß die Reaktion desto länger andauert, je weiter vom Vegetationspunkt die Zelle liegt. Man könnte nun meinen, daß dies und die rasche Verlangsamung der

Digitized by Google

Fortpflanzung dadurch bedingt ist, daß die Intensität des Wundreizes selbst mit der Entfernung von der Wundfläche abnimmt. Dies ist nicht a priori zu bestreiten, doch könnte es auch sein, daß mit der steigenden Entfernung vom Vegetationspunkt in den Zellen die Reaktionszeit zunimmt und vielleicht gleichzeitig die Fortpflanzungsgeschwindigkeit abnimmt. Das ist sehr wahrscheinlich, wenn man die mit *c* und *d* bezeichneten Wurzeln, die 0,5 und 0,9 mm hinter dem Vegetationspunkt verwundet wurden, berücksichtigt. Die Reaktion hat sich in eine beträchtlich geringere Entfernung fortgepflanzt als in den übrigen Wurzeln. Es ist einleuchtend, daß die Ursache dieser Erscheinung entweder darin gesucht werden kann, daß, je weiter vom Vegetationspunkte entfernt die Wurzel verwundet wird, ein desto schwächerer Wundreiz hervorgerufen wird, oder daß die Zellen desto langsamer den Wundreiz leiten und eine desto längere Reaktionszeit brauchen, je mehr entfernt sie vom Vegetationspunkt liegen und, was ihre Differenzierung betrifft, je näher sie dem Dauerzustande sind. Daß die ersten zwei Alternativen nicht die Erscheinung vollständig zu erklären vermögen, beweisen eben Versuche, wo der Schnitt in einer beträchtlichen Entfernung vom Vegetationspunkt geführt wurde. Da verbreitet sich die Reaktion äußerst langsam und in eine beschränkte Entfernung von der Wundfläche, was besonders dann gilt, wenn die Wunde hinter der aus teilungsfähigen Zellen bestehenden Partie angebracht wurde. Wurde der Schnitt 4,5 mm vor dem Vegetationspunkte geführt, so dauerte es 2 Stunden, ehe in den der Wunde nächstliegenden Zellen eine typische traumatrope Reaktion auftrat; in einer Wurzel, wo der Schnitt 5,5 mm hinter dem Vegetationspunkte geführt wurde, dauerte es schon 4 Stunden. Trotzdem es sich hier also

Digitized by Google

um Zellen handelte, welche an der Wunde direkt lagen, wo es sich also überhaupt nicht um eine Fortpflanzung des Wundreizes handelte, tritt dennoch die Reaktion so spät auf. Es handelt sich offenbar darum, daß diesen Zellen eine viel längere Reaktionszeit eigen ist als den meristematischen, dem Vegetationspunkt näher liegenden.

Wie wir gesehen haben, nehmen die der Wundfläche direkt anliegenden Zellen eine besondere Struktur infolge der Verwundung an. Ihr Plasma wird homogen gelatinös und großvakuolig. Diese Reaktion ist wesentlich von derjenigen verschieden, welche in einer Plasmaanhäufung und Kernverschiebung besteht. Sie verbreitet sich sehr langsam, ist jedoch, wie weiter unten näher dargethan werden soll, ebenfalls nicht immer permanent.

2) Versuche mit einer holländischen Rasse. Ganz ähnliche Versuche, wie die eben geschilderten, mit den Wurzeln von Zwiebeln Braunschweiger Rasse ausgeführten, wurden an den Wurzeln einer in Prag als holländische bezeichneten Rasse angestellt, welche durch große, auffallend plattgedrückte Zwiebeln gekennzeichnet ist. Ich werde hier nur eine übersichtliche Tabelle anführen, aus welcher die Entfernungen der letzten reagierenden Zellen von der Wundfläche sowie die Längen der eben reagierenden Zonen ersichtlich sein werden (in Millimetern).

Verwundet und fixiert nach	Periblem		Plerom	
	Entf. v. der Wundfläche	Länge der Zone	Entf. v. der Wundfläche	Länge der reag. Zonen
15 Min.	1,22	0,41	1,22	0,50
„	1,30	0,42	1,23	0,40
30 Min.	1,29	0,5	1,25	0,35
„	1,35	0,51	1,29	—
45 Min.	1,36	0,49	1,34	—
„	1,38	0.51	1,35	0,55
120 Min.	1,57	0,72	1,40	—
„	1,62	0,87	1,47	—

Digitized by Google

Die Resultate sind sehr denjenigen ähnlich, zu denen ich bei der Braunschweiger Rasse gelangt bin, so daß ich dieselben nicht weiter diskutieren will.

3) Versuche mit der sogen. Zittauer Rasse. Unter dem Namen Zittauer Rasse bekommt man in Prag u. a. ziemlich kleine Zwiebeln, deren Höhe ein wenig größer ist als ihre Breite. Die Wurzeln, welche diese Zwiebeln im Wasser treiben, sind ziemlich dünn und haben eine höchstens 1,5 mm lange meristematische Wurzelspitze. Die Zwiebeln keimten im Dunkeln bei 18° C, es wurden dann 3—4 cm lange Wurzeln durch einen queren Schnitt wie in den vorigen Versuchen verwundet und 3, 5, 12, 15 Minuten nach der Verwundung fixiert.

Ich werde zunächst Verhältnisse beschreiben, die in den inneren Periblemreihen zu beobachten sind. In Wurzeln, welche 3 Minuten nach der Verwundung fixiert wurden, zeigen alle Zellen von der Wundfläche bis in eine Entfernung von 0,28—0,33 mm eine deutliche traumatrope Plasmaansammlung und Kernverschiebung. Jedoch schon Wurzeln, welche 5 Minuten nach der Verwundung fixiert wurden, zeigen eine 0,18—0,22 mm lange, der Wunde anliegende Partie, wo die Zellen keine traumatrope Reaktion zeigen. Diese beginnt erst 0,18—0,22 mm von der Wundfläche und reicht in eine Entfernung von 0,72—0,88 mm. 12 Minuten nach der Verwundung ist die traumatrope Reaktion bis auf 1,1—1,21 mm von der Wundfläche weit zu konstatieren, die eben reagierende Zone ist 0,77 bis 0,88 mm lang. 15 Minuten nach der Verwundung trifft man folgende Verhältnisse:

Tabelle p. 30.

(Die Wurzel *a* war nur 1,5 mm lang und wurde fast an der Basis abgeschnitten.) Es ist auffallend, daß die

Digitized by Google

Entf. der Wundfläche vom Vegetationspunkte	Entf. der Reaktion von der Wundfläche	Länge der reagierenden Zone
0,0	1,43	0,50
a 0,1	1,40	0,66
0,2	1,39	0,44
0,4	1,10	0,33

Amplituden der Kernverschiebungen sehr klein sind, obzwar dieselben in den 12 Minuten nach der Verwundung fixierten Wurzeln maximal waren, d. h. in der eben reagierenden Zone waren die Kerne fast bis zu den Zellwänden verschoben.

Diese Beobachtungen geben uns ein klares Bild der Fortpflanzung der traumatropen Reaktion. Sofort nach der Verwundung beginnt sich das Cytoplasma in den der Wunde nächstliegenden intakten Zellen traumatrop anzusammeln, dann verschiebt sich auch der Kern gegen die Wunde. Unterdessen ist der Wundreiz in die der ersten Zelle benachbarte übergetreten und ruft hier ebenfalls eine Reaktion hervor. Von dieser pflanzt er sich auf die folgende fort u. s. w. Unterdessen kann die der Wunde nächstliegende Zelle wieder in die normalen Verhältnisse zurückkehren, und dieser Rückgang der traumatropen Reaktion pflanzt sich von der Wundfläche ebenso, allerdings mit einer etwas geringeren Geschwindigkeit, fort, wie die traumatrope Reaktion selbst. So einfach verhält es sich thatsächlich nur in den von der Wundfläche mehr oder weniger entfernten Zellen. Diejenigen Zellen, welche der Wunde direkt anliegen, zeigen schon vor dem Beginn des Rückganges der traumatropen Reaktion eine Veränderung ihrer Plasmastruktur und eine Verschmelzung und Vergrößerung der Vakuolen. Es ist dies eine zweite Reaktion, die sich ebenfalls von der Wundfläche auf die weiter liegenden

Digitized by Google

Zellen fortpflanzt, jedoch viel langsamer als diejenige, welche in einer bloßen Verschiebung des Zellkernes und in einer Plasmaansammlung besteht. Diese zweite sichtbare traumatrope Reaktion ist, so viel ich bisher feststellen konnte, nur den meristematischen Zellen eigen, wo das Protoplasma unter normalen Verhältnissen diffus in der Zelle verteilt ist und die Vakuolen winzig klein sind.

Die erste, schnell sich fortpflanzende Reaktion besteht in einer Plasmaansammlung und einer Bewegung des Zellkernes, der gewissermaßen eine Schwingung durchmacht, deren Amplitude durch die Bahn von seiner ursprünglichen Lage bis zum Maximum seiner traumatropen Verschiebung vorgestellt wird.

Die traumatrope Reaktion muß nicht vollständig sein, d. h. der Kern muß sich nicht bis zur Zellwand verschieben. Oft sieht man in der ganzen reagierenden Zone keine einzige Zelle mit einem dicht an die Wand angepreßten Kern, obzwar eine Plasmaansammlung ganz gut zu sehen ist, ebenso auch der Kern deutlich zur Wundfläche verschoben ist. Besonders gilt dies für die jüngsten Partien der Wurzelspitze, wo man selten einen direkt die Wand berührenden Kern sieht. Es ist wahrscheinlich, daß dies mit der Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung und mit der Reaktionsfähigkeit zusammenhängt. Je schneller sich der Reiz aus einer Zelle in die andere verbreitet und je schneller die Zelle reagiert (je kleiner die Reaktionszeit ist), desto früher kehren wieder normale Verhältnisse zurück.

Unter besonders günstigen Verhältnissen, wenn man z. B. die Wurzel bei einer dem Optimum nahe liegenden Temperatur wachsen läßt, tritt in der jüngsten, 0,5—0,7 mm langen Zone der Wurzelspitze überhaupt keine traumatrope Reaktion ein, obzwar es sicher ist, daß sich der Wundreiz

Digitized by Google

über diese Zone fortgepflanzt haben muß, denn hinter dieser Zone reagieren die Zellen ganz deutlich. Dies läßt sich wahrscheinlich so erklären, daß noch, bevor die Reaktion eintreten konnte, autoregulatorische Prozesse erschienen und die Zellen in normale Zustände versetzten.

Um die sichtbaren Vorgänge kennen zu lernen, welche in den ersten 2 Minuten vor sich gehen, habe ich 6—7 cm lange Wurzeln (bei einer Temperatur von 20° C) durch einen queren, dicht hinter dem Vegetationspunkte geführten Schnitt verwundet und nach 1—2 Minuten fixiert. In den Wurzeln, welche 1 Minute nach der Verwundung fixiert wurden, war keine vollständig traumatrope Reaktion überhaupt zu sehen (der Vakuolisation ungeachtet). 2 Minuten nach der Verwundung ließ sich jedoch schon in einer 0,2—0,3 mm langen Zone eine deutliche, schwache, traumatrope Plasmaanhäufung feststellen. Merkwürdig ist die Erscheinung, daß auch in den Kernen eine transitorische Anhäufung der Kernsubstanz in der Richtung zur Wundfläche stattfindet, so daß der Kern an den Präparaten an einer Seite intensiver gefärbt erscheint als an der anderen [1]). 3 Minuten nach der Verwundung erscheint in einer 0,28 bis 0,33 mm langen, direkt bei der Wunde beginnenden Zone eine deutliche, typische Reaktion. Dies beweist, daß die Reaktionzeit etwas länger als 2 Minuten dauert, und weiter, daß sich der Wundreiz in der Nähe des Vegetationspunktes sehr schnell fortpflanzt, denn in den der Wunde direkt anliegenden Zellen, in welche der Wundreiz sich überhaupt

1) Diese Erscheinung läßt sich sicher nicht als ein bei der Fixierung entstandener Artefakt denken. Denn sie tritt weder an normalen Wurzeln auf, noch an denen, welche 1 oder 5 Minuten nach der Verwundung in derselben Weise behandelt wurden (fixiert, gefärbt u. s. w.).

Digitized by Google

nicht erst fortpflanzen muß, vielmehr in ihnen gleichzeitig mit dem Verwunden hervorgerufen wird, tritt die traumatrope Reaktion nicht merklich früher auf als in einer Entfernung von 0,28—0,33 mm. Wie schon früher hervorgehoben wurde, läßt sich nachweisen, daß mit der Entfernung vom Vegetationspunkt in den älteren Partien der Wurzelspitze die Reaktionszeit der Zellen steigt; ob jedoch vielleicht die Geschwindigkeit der Reizleitung sinkt, konnte ich sicher nicht nachweisen. Dies wäre möglich durch Sicherstellung der Reaktionszeiten in verschiedener Entfernung vom Vegetationspunkt und einen Vergleich der Verbreitung der traumatropen Reaktion. Doch handelt es sich mir bloß um die Feststellung relativer Fortpflanzungen in verschiedenen Richtungen.

Wichtig ist auch die Frage, ob sich in allen Zellreihen der Wurzelspitze die Reaktion mit gleicher Geschwindigkeit fortpflanzt, oder ob es hierin Unterschiede giebt. Man kann sich an den Präparaten sehr leicht überzeugen, daß thatsächlich derartige Unterschiede bestehen. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß im Dermatogen bis in eine Entfernung von etwa 0,8 mm vom Vegetationspunkt eine traumatrope Reaktion ohne Vakuolisation des Protoplasmas überhaupt nicht auftritt. Im Hypoderm zeigt sich schon eine derartige Reaktion, die Geschwindigkeit ihrer Fortpflanzung steigt dann allmählich in den inneren Periblemschichten, am größten ist sie in den drei innersten Schichten, sehr klein wieder in der Endodermis und im Pericambium. Im Plerom parenchym läßt sie sich nicht sicher nachweisen, sehr groß ist dieselbe in den Zellreihen, welche den Gefäßen Ursprung geben. Die folgende Tabelle giebt eine Uebersicht der an verschiedenen Wurzeln gemessenen Entfernungen der äußersten reagierenden Zellen in einer

Digitized by Google

Wurzel (Braunschweiger Rasse), welche $^3/_4$ Stunden nach der Verwundung fixiert wurde (T. = 20° C).

Hypoderm	äußere Periblemzellen	innere Periblemzellen	Endodermis	Plerom (centr. Zone)
1,05	1,1	1,32	0,66	1,1
0,99	1,1	1,27	0,88	1,1
0,94	0,82	1,21	0,55	1,16
0,99	0,9	1,17	0,65	1,1
0,55	0,9	1,16	0,88	0,88
0,66	0,78	0,88	0,61	0,66
0,45	0,66	0,72	0,33	0,5

Es ist aus der Tabelle ersichtlich, daß sich die Reaktion mit der größten Geschwindigkeit in den inneren Periblemreihen und den großen Pleromzellen fortpflanzt, etwas kleiner ist die Geschwindigkeit im äußeren Periblem, noch kleiner im Hypoderm, am kleinsten in der Endodermis. Im Dermatogen und Pleromparenchym war in meinen Versuchen keine Reaktion ohne Vakuolisation zu konstatieren.

Diese Verhältnisse könnten in verschiedener Weise gedeutet werden. Erstens könnte man vielleicht annehmen, daß sich der Wundreiz in verschiedenen Zellschichten mit verschiedener Geschwindigkeit fortpflanzt. Und zwar handelt es sich hier in erster Reihe um die Prozesse, welche eine traumatrope Reaktion ohne Vakuolisation des Protoplasmas hervorrufen. Diese Erklärung ist sehr wahrscheinlich, es könnte jedoch auch sein, daß die verschiedenen Zellschichten eine verschiedene Reaktionszeit haben, daß nämlich die der traumatropen Reaktion vorangehenden Prozesse eine verschieden lange Zeit dauern. Nun läßt sich beobachten, daß die eben reagierende Zone sich nicht ganz gleichmäßig von der Wundfläche entfernt, daß sich vielmehr in den äußeren Periblemschichten die Reaktion in den jüngeren Partien der Wurzelspitze (bis etwa 0,8 mm vom Vegetationspunkt) mit geringerer Geschwindigkeit fortpflanzt als in dem weiteren, älteren Teile. Dies schließt

Digitized by Google

von vornherein die Möglichkeit einer dritten Erklärungsweise aus, daß in verschiedenen Zellschichten ein verschieden intensiver Wundreiz durch den Schnitt hervorgerufen wird, und daher auch in einer verschieden langen Zeit die Reaktion hervorzurufen vermag. Wir werden noch zur Diskussion dieser wichtigen Fragen zurückkehren.

Hier muß jedoch auch der Reaktion gedacht werden, welche in einer Vakuolisierung des Protoplasmas und dann auch einer Kernverschiebung besteht. In einer 0,2 mm hinter dem Vegetationspunkt quer durchschnittenen Wurzel waren nach $^1/_2$ Minute bis auf 0,15 mm von der Wundfläche in den Zellen einige größere Vakuolen als in normalen Zellen zu sehen (ich beschränke mich auf die inneren Periblemschichten). In einer 1 Minute nach der Verwundung fixierten Wurzel war diese Zone etwa 0,2 mm lang, die Vakuolen größer. 2 Minuten nach der Verwundung war die Zone in einer Wurzel 0,2 mm, in einer anderen 0,31 mm lang. Diese Größe der Reaktion nahm ganz deutlich von der Wundfläche ab, es war noch fast keine Verschiebung der Zellkerne zu sehen. Nur hier und da war in den an die Schnittfläche direkt angrenzenden intakten Zellen auch der Kern verschoben. Erst 3 Minuten nach der Verwundung trat, wie schon mitgeteilt wurde, in der Zone eine typische traumatrope Reaktion auf. Ich hab schon darauf hingewiesen, daß die Größe besonders der in einer Vakuolisation bestehenden Reaktion von der Wundfläche abnimmt. Die Plasmaansammlung wird immer schwächer, die Vakuolen immer kleiner, bis die Zellen ein normales Aussehen haben. Nach 10 Minuten ist diese Zone kaum 0,35 mm lang, länger habe ich sie auch nach 30 Minuten nicht gefunden. Es läßt sich jedoch beobachten, daß z. B. nach 10 Minuten die Vakuolisation viel auffallender ist, auch nimmt dann das Plasma ein gelatinöses

Digitized by Google

Aussehen an. Diese Reaktion pflanzt sich in eine gewisse Entfernung von der Wunde fort und verbreitet sich nicht weiter, nur ihre Größe steigt noch.

Ich erkläre mir diese Erscheinung in folgender Weise: In einem gleichmäßigen Gewebe nimmt die Reizwirkung der Verwundung mit steigender Entfernung von der Wundstelle ab und wird schließlich so schwach, daß sie keine traumatrope Reaktion mehr hervorrufen kann. Dasselbe geschieht auch in einer Wurzelspitze. Der traumatische Reiz vermag sich nur in eine beschränkte Entfernung von der Wundstelle mit einer solchen Intensität zu verbreiten, daß er noch eine Reaktion, die mit einer Vakuolisation des Protoplasmas verbunden ist, hervorzurufen imstande ist. Eben darum zeigt die Zone, in welcher eine derartige Reaktion erscheint, immer eine annähernd konstante Verbreitung. Nun haben wir gesehen, daß sich außerhalb dieser Zone eine traumatrope Reaktion fortpflanzt, welche bloß in einer schwachen Plasmaansammlung und schnellen Hin- und Zurückbewegung des Zellkernes besteht. Da es sicher ist, daß sich der Wundreiz auch über die Zone der früher beschriebenen Reaktion fortpflanzt, allerdings mit einer ziemlich schwachen Intensität, so wäre es wahrscheinlich, daß ein schwacher Wundreiz überhaupt eine Reaktion ohne Vakuolisation, ein stärkerer jedoch eine solche mit Vakuolisation des Protoplasmas hervorruft. Das gilt jedoch nur für den meristematischen Teil der Wurzelspitze und, wie es im weiteren bewiesen werden soll, für den Fall, daß sich der Wundreiz parallel mit der Längsachse der Wurzelspitze fortpflanzt.

Auch die mit einer Vakuolisation verbundene Reaktion ist nicht permanent. Ich habe dies besonders gut an Wurzeln beobachten können, welche ich zunächst in Wasser

Digitized by Google

kultivierte, sodann auf 12 Stunden in dampfgesättigte Luft versetzte. Dieselben wurden durch einen queren Schnitt verwundet und nach 10 Minuten fixiert. Es hat sich gezeigt, daß direkt bei der Wundfläche die Zellen ein ganz normales Aussehen haben, das Plasma ist mit winzigen, zahlreichen Vakuolen versehen, die Kerne im Centrum der Zellen. Etwa 0,1 mm von der Wundfläche sieht man jedoch stark vakuolisierte Zellen mit verschobenem Kern und einer Plasmaanhäufung, und diese Reaktion läßt sich in einer etwa 0,1 mm langen Zone (inneres Periblem) beobachten. Da nun in Wurzeln, welche 4 Minuten nach der Verwundung fixiert wurden, die Zone der vakuolisierten Zellen direkt der Wundfläche anliegt, ist es klar, daß die Reaktion in den zuerst betroffenen Zellen nach einer bestimmten Zeit rückgängig gemacht wird und die Zone einer starken Vakuolisation sich von der Wundfläche allmählich entfernt. Die Verschiebung der stark vakuolisierten Zone geht ziemlich langsam vor sich und läßt sich nicht mit der Fortpflanzung der ohne Vakuolisierung vor sich gehenden Reaktion vergleichen. Hier führe ich noch die Zahlen an, welche sich auf die Verschiebung der stark vakuolisierten Zone von der Wundfläche beziehen. In der ersten Reihe sind die Entfernungen der ersten, in der zweiten der letzten vakuolisierten Zelle von der Wundfläche angegeben.

1	0,05 mm	0,36 mm
2	0,06 „	0,39 „
3	0,06 „	0,41 „
4	0,08 „	0,33 „
	0,05 „	0,19 „
	0,06 „	0,19 „
	0,1 „	0,21 „
	0,11 „	0,22 „

Es muß hier noch bemerkt werden, daß die mit 1—4 bezeichneten Wurzeln während des Versuches aufwärts umgekehrt waren.

Digitized by Google

Die weiteren Versuche beziehen sich auf die Lösung der Frage, wie sich der Reiz und die Reaktion in transversaler Richtung in der Wurzelspitze verbreitet. Um dies beantworten zu können, wurden die Wurzelspitzen durch Schnitte verwundet, die longitudinal, parallel mit der Wurzelachse geführt wurden, und zwar meist median, doch öfters auch mehr tangential. Die Wurzeln wurden $^1/_2$ Minute, 3 Minuten, $^1/_4$ und $^1/_2$ Stunde nach der Verwundung fixiert und bis zu der Partie, wohin der Schnitt reichte, quer geschnitten, sodann parallel mit der Wurzelachse.

In den $^1/_2$ Minute nach der Verwundung fixierten Wurzeln erscheinen in den dem Schnitte anliegenden intakt gebliebenen Zellen ganz schwache Plasmaansammlungen, ebenso auch einige größere Vakuolen. 3 Minuten nach der Verwundung sind diese Zellen stark vakuolisiert und zeigen eine Kernverschiebung. Anfänge der Reaktion sind auch in der zweiten Zellreihe zu beobachten.

Die Verhältnisse, die man $^1/_4$ Stunde nach der Verwundung trifft, unterscheiden sich nur durch eine intensivere Vakuolisation von den nach $^1/_2$ Stunde erscheinenden daher ich diese eingehender beschreiben werde. In einer Wurzel, welche durch einen genau medianen, 1,3 mm weit geführten Schnitt verwundet wurde, sind die intakten, bei der Wundfläche liegenden Zellen papillös hervorgewölbt und zeigen eine deutliche Kernverschiebung und Plasmaansammlung. Das Plasma bildet nur einen ziemlich dünnen Wandbeleg und feine intervakuoläre Lamellen. Die Größe der Vakuolen nimmt von der Wundfläche allmählich ab, bis man zu Zellen kommt, deren Plasma ganz normal beschaffen ist. Eine Verschiebung der Kerne gegen die

Digitized by Google

Wundfläche ohne Vakuolisation konnte überhaupt nicht festgestellt werden.

Es ist wichtig, daß eine deutliche Vakuolisation nicht in allen Zellschichten, die natürlich am Querschnitt Kreise bilden, eine gleiche Anzahl von Zellen betrifft. An einem 1 mm hinter dem Vegetationspunkt geführten Schnitte sind im Dermatogen 5, höchstens 7 Zellen vakuolisiert, im Hypoderm 3—4, in den äußeren drei Periblemschichten 4, in der vierten und fünften 5, in der sechsten bis neunten 6—7, in der zehnten 4—5, in der Endodermis 3, im Pericambium 2—3, im Plerom 1, 2, höchstens 3. Dabei muß berücksichtigt werden, daß die Dermatogenzellen sehr schmal sind, so daß hier die 5—7 vakuolisierten 0,02 bis 0,03 mm lang sind, hingegen sind die Periblemzellen viel breiter, so daß die reagierenden 6—7 Zellen der inneren Periblemschichten eine 0,07—0,08 mm lange Reihe bilden. Hier pflanzt sich also die Reaktion mit der größten Geschwindigkeit fort, allerdings immer noch viel langsamer als in longitudinaler Richtung. Dabei läßt sich sehen, daß sich die Reaktion nicht senkrecht von der Wundfläche, sondern in der Richtung der kreisförmigen Zellenschichten verbreitet. Sie umgiebt z. B., wenn der Schnitt nicht vollständig median geführt wird, das Plerom nach $^1/_2$ Stunde in der kleineren Wurzelhälfte vollständig, wogegen in der größeren die um das Plerom herum sich fortpflanzenden Zonen noch von einer normalen, nicht reagierenden Zone getrennt werden. Hierauf bezieht sich die Fig. 1. Die schattierten Partien stellen die $^1/_2$ Stunde nach der Verwundung reagierenden Zonen vor. Aus der Fig. 2 ist sehr gut zu sehen, daß, wenn der Schnitt annähernd median geführt wird, in beiden Wurzelhälften die Reaktion symmetrisch sich verbreitet, ebenso daß es sich nicht um eine

Digitized by Google

gleichmäßige radiale Fortpflanzung handeln kann, vielmehr um eine den Zellschichten parallel verlaufende. Ebenso ist in dieser Beziehung die Fig. 3 lehrreich. Hier wurde der Schnitt dicht neben dem Plerom geführt und die Verteilung der reagierenden Zellen stimmt vollständig mit dem oben Gesagten überein. Die Fig. 4 bezieht sich auf einen direkt hinter dem Ende des longitudinal geführten Einschnittes geführten Querschnitt.

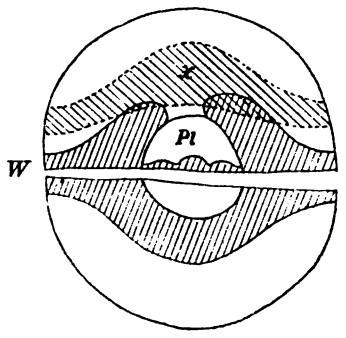


Fig. 1.

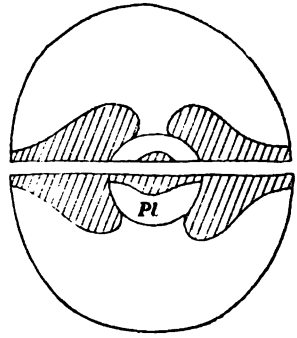


Fig. 2.

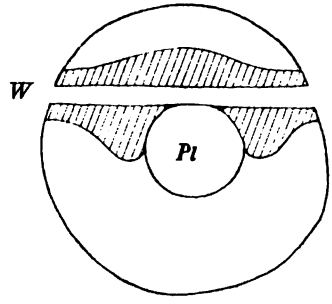


Fig. 3.

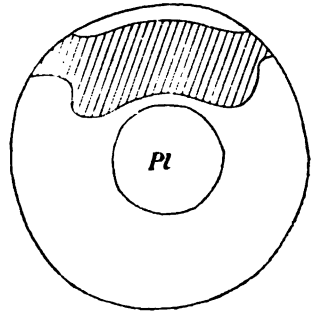


Fig. 4.

Fig. 1—4. Querschnitte durch Wurzeln von Allium cepa, die durch einen longitudinal geführten Schnitt verwundet und nach 30 Minuten fixiert wurden. Die schattierten Zonen geben das Areal der primären Reaktion an. W = Wundflächen. In Fig. 1 bedeutet die mit x bezeichnete Zone das eben reagierende Areal $16^1/_4$ Stunden nach der Verwundung.

Digitized by Google

In dem meristematischen Teile der Wurzelspitze pflanzt sich die traumatrope Reaktion in der transversalen Richtung in verschiedenen Entfernungen von dem Vegetationspunkt mit fast derselben Geschwindigkeit fort. Fig. 2 gilt ebenso für einen 0,5 mm wie 1 mm hinter dem Vegetationspunkt geführten Querschnitt. Wir haben jedoch gesehen, daß in den älteren Teilen der Wurzelspitze für die longitudinale Fortpflanzung der traumatropen Reaktion die Reaktionszeit in verschiedenen Entfernungen vom Vegetationspunkt eine verschiedene ist. Aus dem oben Mitgeteilten folgt jedoch, daß die Reaktionszeit für einen longitudinal von einer Querwunde im meristematischen Teile der Wurzelspitze sich fortpflanzenden Reiz ganz andere Verhältnisse aufweist als diejenige, welche für eine Reaktion gilt, die sich quer von einer Längswunde verbreitet.

Die Reaktion, welche durch einen Längsschnitt hervorgerufen wurde, ist ebenfalls transitorisch. $16^1/_4$ Stunden nach der Verwundung ist im Periblem die Vakuolisation 0,17 mm von der Wundfläche entfernt, im Dermatogen nur 0,05 mm. In den der Wundfläche anliegenden Zellen, sowie in 2—3 weiteren Zellschichten ist der normale Zustand wieder zurückgekehrt. Das Plasma ist diffus in der Zelle verbreitet, enthält zahlreiche winzige Vakuolen, der Kern ist meist im Centrum der Zellen. In zahlreichen Zellen lassen sich hier schon normale Teilungen sehen, die eine Regeneration der beiden Wurzelhälften einleiten. Aus der Textfigur 1 ist die Lage der vakuolisierten (x), also reagierenden Zone $16^1/_4$ Stunden nach der Verwundung ersichtlich.

Es fragt sich nun, ob sich von einem Längsschnitt auch longitudinal die Reaktion fortpflanzt. Um dies zu erkennen, wurden die Wurzeln im Bereiche des Längs-

Digitized by Google

schnittes in Querschnitte, dann in Längsschnitte zerlegt, oder ganze Serien von Längs- und Querschnitten kombiniert. Würde sich die schnell sich verbreitende Reaktion von den verwundeten Zellen bloß longitudinal fortpflanzen, so könnte man sie in einer Wurzel, die durch einen Längsschnitt verwundet wurde, nur in einer schmalen Zone treffen, welche direkt in der Verlängerung der Schnittfläche liegt. Es reagieren jedoch auch mehrere Zellreihen, welche dieser Zone anliegen, ja nach etwa $^3/_4$ Stunde ist in der Wurzel die Reaktion in derselben Weise verteilt, wie wenn dieselbe durch einen Querschnitt verwundet gewesen wäre. Wenn man die reagierenden Zonen vergleicht, die man in Wurzeln trifft, welche longitudinal verwundet und nach 5, 10, 15, 30, 45 Minuten fixiert wurden, so findet man, daß die Reaktion hinter dem Ende der Schnittfläche immer in denjenigen Zellenreihen auftritt, die im Niveau des Längsschnittes von der transversal sich fortpflanzenden Vakuolisation getroffen wurden. Die Kombination der Zonen führt zu dem Schlusse, daß sich die Reaktion von der Wundfläche transversal verbreitet, von den Zellen, welche durch diese Reaktion getroffen wurden, jedoch longitudinal, wobei bloß eine traumatrope Reaktion ohne Vakuolisierung hervorgebracht wird.

Einige Versuche sollten erklären, wie sich die Reaktion in longitudinaler Richtung akropetal, also zum Vegetationspunkt fortpflanzt. Es wurden entweder Wurzelspitzen in verschiedenen Entfernungen vom Vegetationspunkt abgeschnitten und nach bestimmter Zeit fixiert, oder es wurden dieselben durch seitliche, quergeführte Einschnitte verwundet.

Wurzeln, welche 2—4 mm hinter dem Vegetationspunkt abgeschnitten wurden, zeigen nach $^1/_2$ Stunde bloß

Digitized by Google

in den der Wunde direkt benachbarten intakten Zellen (in der Richtung zum Vegetationspunkt) den Anfang einer Reaktion. An den der Wundfläche zugekehrten Wänden ist ein granuläres, dichtes Plasma angesammelt, auch eine teilweise Kernverschiebung zu dieser Wand ist zu sehen. Doch liegen nie die Kerne direkt der Wand an. Auch in den großen Pleromzellen, die später den Gefäßen Ursprung geben, ist eine traumatrope Plasmaansammlung festzustellen, die Kerne zeigen jedoch keine gesetzmäßige Verschiebung. In dieser Plasmaansammlung sind größere homogene, kugelige oder unregelmäßige Körperchen vorhanden, die erythrophil sind und die traumatrope Ansammlung sehr auffallend machen. In den weiteren Zellen läßt sich keine Reaktion sehen, auch nicht eine solche ohne Vakuolisation des Protoplasmas.

$^3/_4$ Stunde nach der Verwundung durch einen 3 bis 4,5 mm vom Vegetationspunkt geführten Schnitt ist in der Richtung zu demselben in den inneren Periblemschichten eine körnige, traumatrope Ansammlung des Cytoplasmas in 4—5 Zellen von der Wundfläche entwickelt, eine Kernverschiebung läßt sich jedoch nicht überall bemerken. Die ganze Zone der reagierenden Zellen ist in den inneren Periblemreihen, wo sie am längsten ist, 0,28 mm lang.

Um zu erfahren, wie sich die jüngeren Partien zum Wundreiz verhalten, wurden die Wurzelspitzen durch seitliche, quere Einschnitte 0,22, 0,4, 0,45, 0,83 mm von dem Vegetationspunkt entfernt verwundet und nach $^1/_4$ Stunde fixiert. In einer 0,22 mm hinter dem Vegetationspunkt verwundeten Wurzel (der Einschnitt wurde bis zur Endodermis geführt) ist das Plasma auf der demselben zugekehrten Seite bis in der dritten Zelle im inneren und mittleren Periblem stark vakuolisiert, traumatrop angehäuft,

Digitized by Google

ebenso der Kern meist verschoben. Im äußeren Periblem weisen derartige Veränderungen nur zwei derartige Zellschichten auf, im Hypoderm und Dermatogen nur eine, also die erste intakte bei der Wundfläche liegende. Die größte Entfernung, in welcher sich die Reaktion im mittleren und inneren Periblem noch zeigt, beträgt 0,02 mm. Basalwärts von der Wundfläche hat sich die Reaktion in den inneren und mittleren Periblemreihen bis in die fünfte und sechste Zelle verbreitet, und zwar in eine Entfernung von 0,07 mm, in den äußeren Periblemreihen auf 3—4 Zellen in eine Entfernung von 0,04—0,05 mm. Außerdem hat sich auch von der Wundfläche eine Reaktion fortgepflanzt, die in einer bloßen Kernverschiebung und Plasmaanhäufung ohne Vakuolisation besteht, und zwar in eine Entfernung, die 0,93 mm im mittleren und inneren Periblem beträgt. Die Reaktion pflanzt sich also überhaupt akrofugal viel schneller fort als akropetal.

Ein 0,83 mm weit vom Vegetationspunkt bis zur sechsten Periblemschicht geführter Einschnitt hat eine ähnliche Reaktion hervorgerufen. Einerseits ist es eine Vakuolisation, Plasmaanhäufung und Kernverschiebung in der direkten Umgebung der Wunde, andererseits ist es eine traumatrope Reaktion ohne Vakuolisation in entfernteren Partien. Diese Reaktion verbreitet sich bloß akrofugal, nie akropetal. Im Dermatogen ist eine einzige Zelle zu beiden Seiten der Wundfläche vakuolisiert, im Hypoderm beiderseits 2, in der ersten Periblemschicht 3, in der dritten scheitelwärts 3, basalwärts 4, in der vierten beiderseits 4, in der fünften 4, 5, in der sechsten beiderseits 5. Die siebente Reihe wurde nicht direkt vom Schnitt getroffen, dennoch zeigte sich beiderseits eine auf 6 Zellen verbreitete Reaktion. In der siebenten reagierten beider-

Digitized by Google

seits 4, in der achten 3 Zellen, in der Endodermis bloß eine. Stellt man zu beiden Seiten einer horizontalen Linie, die den Schnitt bedeutet, die Zahl der basalwärts und scheitelwärts reagierenden und daneben die Entfernungen der letzten reagierenden Zellen, so bekommt man ein gutes Bild der Reaktion in der direkten Umgebung der Wundfläche:

D	H	1	2	3	4
1 (0,013),	2 (0,022),	3 (0,033),	3 (0,033),	4 (0,055),	4 (0,062),
1 (0,013),	2 (0,022),	3 (0,033),	4 (0,033),	4 (0,055),	4 (0,055),

5	6	7	8	9
4 (0,076),	5 (0,076),	6 (0,71),	4 (0,066),	3 (0,055).
5 (0,066),	5 (0,081),	6 (0,076),	4 (0,055),	3 (0,055).

Die Reaktion pflanzt sich also zu beiden Seiten der Wundfläche mit derselben Geschwindigkeit fort. Dieselbe ist in den mittleren und inneren Periblemreihen am größten. Viel größer ist jedoch die Geschwindigkeit, mit welcher sich die Reaktion, welche ohne Vakuolisation auftritt, akrofugal verbreitet. Denn in derselben Zeit, in welcher sich die Vakuolisation 0,076 mm weit verbreitet hat, erscheint eine Reaktion ohne Vakuolisation 0,55—0,6 mm (im mittleren Periblem) von der Wundfläche entfernt.

Einschnitte, die 0,4 und 0,45 mm entfernt von dem Vegetationspunkte geführt wurden, bringen eine Reaktion hervor, die sich nur darin von der eben geschilderten unterscheidet, daß die ohne Vakuolisation sich fortpflanzende auf 0,83 mm und 0,72 mm sich akrofugal verbreitet hat. Die Vakuolisation verbreitet sich zu beiden Seiten der Schnittfläche mit gleicher Intensität.

Lehrreich waren die Versuche, wo die Wurzelspitze in der meristematischen Zone durch einen seitlichen Stich verwundet wurde. Die Resultate ließen sich schon voraussagen, und sie bestätigten das, was bisher über die

Digitized by Google

Fortpflanzung der Reaktion in verschiedenen Richtungen gesagt wurde. Die Reaktion mit Vakuolisation werde ich kurz als primäre, die ohne Vakuolisation als die sekundäre bezeichnen, ohne diesen Bezeichnungen vielleicht etwas für das Wesen der Reaktionen Bezeichnendes supponieren zu wollen.

Etwa in der Partie, wo die Periklinen noch gekrümmt verlaufen, pflanzt sich die primäre Reaktion basalwärts mit einer größeren Geschwindigkeit als scheitelwärts fort. Sowohl in der Längsrichtung als auch in der Querrichtung pflanzt sich dieselbe mit größter Geschwindigkeit im mittleren und inneren Periblem fort, langsamer im äußeren und innersten Periblem, noch langsamer in der Endodermis, im Hypoderm, Plerom und Dermatogen.

In dem meristematischen Teile der Wurzelspitze, wo die Zellreihen parallel verlaufen, pflanzt sich die primäre Reaktion basalwärts und scheitelwärts mit derselben Geschwindigkeit fort. Diese ist wieder am größten im mittleren und inneren Periblem, kleiner im äußeren und innersten Periblem, noch kleiner in der Endodermis, im Hypoderm, Plerom und Dermatogen. Dasselbe gilt auch für die Querrichtung.

Die sekundäre Reaktion pflanzt sich überhaupt nur basalwärts fort, und zwar mit der größten Geschwindigkeit im mittleren und inneren Periblem, ein wenig langsamer in den großen Pleromzellen und im äußeren Periblem, noch langsamer im Hypoderm und in der Endodermis. Im Dermatogen erscheint eine sekundäre Reaktion nur, wenn die Wurzel etwa 0,7—0,9 mm hinter dem Vegetationspunkt verwundet wurde. Die sekundäre Reaktion pflanzt sich nicht nur von der Wundfläche selbst, sondern auch von den vom primären Reiz getroffenen Zellen fort.

Digitized by Google

Um nicht allzu lang die thatsächlich beobachtete Verteilung der durch eine Stichwunde hervorgerufenen Reaktion schildern zu müssen, verweise ich auf die Figg. 5, 6 und 7, wo die schattierten Zonen das Areal der primären Reaktion (*I*) angeben, die bloß konturierten Flächen (*II*) die Verbreitung der sekundären zeigen. Die Figuren beziehen sich auf Wurzeln von der Braunschweiger Rasse, die 12 Minuten nach der Verwundung fixiert wurden.

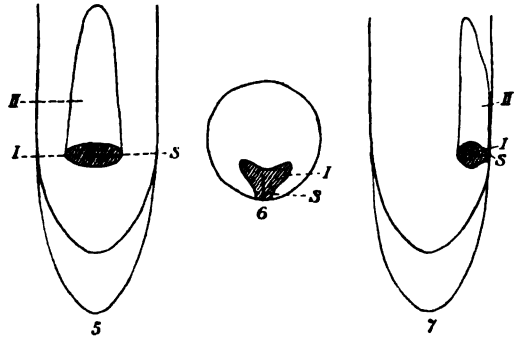


Fig. 5—7. Schematische Darstellung der Verbreitung der primären (*I*) und sekundären (*II*) Reaktion in einer Wurzelspitze von Allium cepa, welche durch einen seitlichen Stich (*S*) verwundet und nach 12 Minuten fixiert wurde. In Fig. 5 ist die Verbreitung der Reaktion im inneren Periblem dargestellt, Fig. 6 stellt einen Querschnitt durch eine ähnliche Wurzel in der Höhe der Stichwunde (*S*) dar, um das Areal der primären Reaktion (*I*) zu zeigen, Fig. 7 ist ein radialer Längsschnitt durch eine ähnliche Wurzel, der so geführt wurde, daß die Stichwunde getroffen wurde.

Wir haben bisher meist nur von der Fortpflanzung der Reaktion gesprochen. Es ist nämlich klar, daß die richtigen Verhältnisse der Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung durch Verschiedenheiten in der Reaktionsfähigkeit, besonders der Reaktionszeit der Zellen verdeckt werden können. Im vierten Kapitel soll über die Reizfortpflanzung speciell gehandelt werden.

Digitized by Google

III. Einfluß äußerer Bedingungen auf den traumatischen Reiz.

Da alle Lebensvorgänge von bestimmten äußeren Bedingungen abhängig sind, durch deren Veränderung eine qualitative oder quantitative Veränderung derselben hervorgerufen werden kann, so ist a priori zu erwarten, daß die durch eine Verwundung hervorgebrachten Reizerscheinungen ebenfalls eine gewisse Abhängigkeit von den äußeren Umständen aufweisen werden. Einige diesbezügliche Angaben finden sich schon in Nestler's Arbeit. Nestler schließt auf Grund seiner Versuche, daß im Lichte die traumatrope Reaktion energischer vor sich geht als im Dunkeln. Da er jedoch meist mit Blättern experimentierte (l. c. p. 717, 718), so läßt sich nicht von vornherein sagen, ob dasselbe für die Wurzeln gilt. Bezüglich des Einflusses der Temperatur konnte jedoch Nestler nicht mit Sicherheit angeben, ob dadurch eine Beschleunigung bezw. eine Verlangsamung der traumatropen Reaktion stattfindet. Tangl hat über den Einfluß der Schwerkraft einige Beobachtungen mitgeteilt, und zwar giebt er an, daß die traumatropen Umlagerungen der Kerne und die Ansammlungen des Protoplasmas eine entschiedene Förderung erfahren, falls diese in derselben Richtung vor sich gehen, in welcher auf dieselben der Zug der Schwerkraft wirkt. Diesen Einfluß konnte jedoch Nestler bei den von ihm untersuchten Pflanzen nicht erkennen.

Ich habe eingehender den Einfluß der Temperatur und des Lichtes untersucht. Ein Versuch wurde auch angestellt, um den Einfluß der Schwerkraft zu erkennen, ebenso wurden Beobachtungen über den Einfluß des Mediums, in welchem die Wurzeln wachsen, gemacht.

Digitized by Google

1) Einfluß des Lichtes. Eine mit zahlreichen, im Leitungswasser wachsenden Wurzeln versehene Zwiebel (Braunschweiger Rasse) wurde aus dem Dunkeln dem Licht ausgesetzt, und zwar wurde sie 1 m weit von einem Fenster aufgestellt. Nach 6 Stunden wurden die Wurzeln durch einen queren Schnitt nahe beim Vegetationspunkt verwundet und nach $^3/_4$ Stunde fixiert. In den Wurzeln war eine intensive traumatrope Reaktion zu beobachten. Im mittleren und inneren Periblem war dieselbe (ohne Vakuolisation) 1,16, 1,21, 1,27, 1,32 mm weit von der Wundfläche verbreitet, die Länge der reagierenden Zone beträgt 0,83, 0,83, 0,88, 0,88 mm. Stellt man diese Zahlen zusammen, wie dies in der nachfolgenden Tabelle geschehen ist, und

Entf. der Wunde vom Vegetationspunkt	Entf. von der Wunde	Länge der reag. Zone
0,1	1,16	0,83
0,2	1,21	0,88
0,0	1,27	0,83
0,0	1,32	0,88

vergleicht dann dieselben mit den auf S. 26 zusammengestellten, die sich auf Wurzeln beziehen, welche im Dunkeln gewachsen sind, so sieht man sofort, daß die Fortpflanzung der Reaktion durch das Licht kaum in ihrer Geschwindigkeit geschwächt wurde, hingegen ist ein Unterschied in der Länge der eben reagierenden Zone leicht festzustellen. Offenbar hat sich unter dem Einfluß des Lichtes der Wundreiz und auch die Reaktion mit ungefähr derselben Geschwindigkeit verbreitet, die normalen Zustände kehren jedoch in den Zellen langsamer zurück als in Wurzeln, die sich im Dunkeln befinden. Die Reaktion dauert also unter dem Einfluß des Lichtes länger als im Dunkeln, in dieser Beziehung ist dieselbe also intensiver. Wenn man jedoch als Anzeichen einer intensiven Reaktion die Geschwindig-

Digitized by Google

keit der Hin- und Zurückbewegung des Zellkernes wählt, so setzt das Licht die Intensität herab. Das Plasma und der Kern sind gewissermaßen in ihren Bewegungen träger.

Außerdem zeigen die am Licht verwundeten und reagierenden Wurzeln noch eine Eigentümlichkeit. Die Kerne sind nämlich in der eben reagierenden Zone eng an die der Wunde zugekehrte Zellwand angepreßt, so daß die Amplitude der traumatropen Bewegung meist vollständig ist. Das ist bei Wurzeln, die im Dunkeln wachsen und gereizt sind, nicht immer der Fall. Wie schon hervorgehoben wurde, sind in diesem Falle die Kerne selten bis an die Wand verschoben, unter besonders günstigen Verhältnissen kann sogar die Verschiebung so klein sein, daß sie nicht sicher zu konstatieren ist, oder sie bleibt in gewissen (den jüngsten) Partien der Wurzelspitze vollständig aus. Dies könnte nun mit einer sehr schnellen Reizfortpflanzung in Zusammenhang stehen: Der Reiz verbreitet sich so schnell über die Zellen, daß er nicht lange genug dauert, um eine vollständige Reaktion auszulösen. Dagegen könnte sich in den der Einwirkung des Lichtes ausgesetzten Wurzeln der Reiz mit einer geringeren Geschwindigkeit fortpflanzen, d. h. länger auf die von ihm getroffenen Zellen einwirken, so daß dadurch eine Auslösung eines vollständigen Reizes bedingt wird. Da die Reaktionszeit in den älteren Teilen des meristematischen Teiles der Wurzelspitze relativ groß ist und individuelle Unterschiede in der Fortpflanzung der Reaktion ebenso ziemlich beträchtlich sind, läßt sich eine Verlangsamung der Reizfortpflanzung durch den Einfluß des Lichtes nicht evident nachweisen. Eine derartige Verlangsamung läßt sich jedoch sicher für die Fortpflanzung (mit nachfolgender Kernverschiebung und Plasmaansammlung) beweisen. Wurzeln, welche 12 Stunden

Digitized by Google

im Dunkeln in dampfgesättigter Luft gewachsen sind, verwundet und nach 10 Minuten fixiert wurden, zeigen eine Vakuolisation im mittleren und inneren Periblem bis 0,22, 0,26, 0,30, 0,30 mm weit von der Wundfläche. Andere Wurzeln, welche zunächst im Wasser gewachsen sind, wurden auf 6 Stunden ins Dunkle in dampfgesättigter Luft versetzt, die weiteren 6 Stunden dem Einfluß des Lichtes ausgesetzt, jetzt durch einen queren Schnitt verwundet und nach 10 Minuten fixiert.

Die Vakuolisation war auf 0,19, 0,20, 0,23, 0,26 mm von der Wundfläche verbreitet. Obzwar auch hier die individuelle Variabilität beträchtlicher ist, läßt sich doch aus dem Vergleich der angeführten Zahlen ersehen, daß thatsächlich die Vakuolisation sich in Wurzeln, welche dem Einfluß des Lichtes ausgesetzt sind, langsamer fortpflanzt als in Wurzeln, die sich im Dunkeln befinden. Das macht wahrscheinlich, daß auch die traumatrope Reaktion, die sich ohne Vakuolisation abspielt, in ihrem Verlaufe durch den Einfluß des Lichtes verlangsamt wird. Das Licht würde nach diesen Erfahrungen in den Wurzeln umgekehrt wirken als in Blättern, wo es nach Nestler's Angaben auf den Verlauf der traumatropen Reaktion fördernd wirkt.

2) Einfluß der Temperatur und ihrer Veränderung. Bei dem Studium über den Einfluß der Temperatur auf die Fortpflanzung der traumatischen Reaktion ist es nötig, 2 Fälle scharf von einander zu unterscheiden: einerseits den Einfluß einer konstanten Temperatur, andererseits den Einfluß einer Temperaturveränderung. Diese kann nämlich an sich selbst als Reiz wirken, wie man das z. B. an der Plasmaströmung direkt nachweisen kann. Durch den von der Temperaturveränderung hervorgebrachten Reiz können dann andere Reizvorgänge derartig

Digitized by Google

beeinflußt werden, daß die Erscheinungen dadurch sehr kompliziert werden.

Auch die Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Fortpflanzung der traumatischen Reaktion haben ergeben, daß der Einfluß der Temperaturveränderung ganz eigentümlich auf die traumatische Reaktion einwirkt, so daß sich diese Einwirkung gar nicht von den bei den beiden konstanten Temperaturen, um die es sich bei der Veränderung handelt, auftretenden Erscheinungen ableiten läßt.

Die Versuche wurden mit der Zittauer Rasse ausgeführt, und es wurde zur Ermittelung des Einflusses von verschiedenen konstanten Temperaturen die Einwirkung von 2, 6, 8, 9, 20, 25, 35, 41—42° C untersucht. Die Versuche wurden an Wurzeln ausgeführt, die sich im Dunkeln befanden.

Eine Zwiebel mit zahlreichen Wurzeln wurde auf 2 Stunden in Wasser gegeben, dessen Temperatur 2° C betrug. Sodann wurden die Wurzelspitzen durch einen queren Schnitt verwundet und nach $^1/_4$ und $^1/_2$ Stunde fixiert. Es ließ sich in ihnen keine Reaktion nachweisen. Die meristematischen Zellen bieten zwar bei dieser Temperatur ein ganz anderes Aussehen, jedoch kann dieses Aussehen von einer wirklichen traumatischen Reaktion leicht unterschieden werden.

Im weiteren Versuche wurden die Pflanzen aus Wasser von 18° C in solches von 6—7° C übertragen. Nach 14 Stunden wurden sie durch einen queren Schnitt bei einer Temperatur von 6° C verwundet und nach $^1/_4$ Stunde in einer Flüssigkeit von derselben Temperatur fixiert. In diesen Wurzeln läßt sich in der gewohnten Entfernung von der Wundfläche keine Reaktion beobachten·

Digitized by Google

Bloß etwa 2—3 Zellschichten, die direkt bei der Wunde liegen, zeigen eine Vakuolisation und traumatrope Reaktion; eine ganz schwache Kernverschiebung ist 0,2—0,22 mm von der Wundfläche verbreitet. Das gilt für das innere und äußere Periblem. In den großen Pleromreihen läßt sich jedoch eine deutliche Kernverschiebung noch 0,66 bis 0,92 mm von der Wundfläche feststellen. Hier hat sich trotz der niedrigen Temperatur der Wundreiz mit einer ziemlich großen Geschwindigkeit verbreitet, und auch eine Reaktion ohne Vakuolisation hat sich eingestellt. Hingegen geht die Verbreitung der traumatropen, primären sowie sekundären Reaktion in den inneren und mittleren Periblemreihen mit einer sehr geringen Geschwindigkeit vor sich. Das deutet auch auf eine Herabdrückung der Reizfortpflanzung hin. Die traumatrope Reaktion ist hier sehr schwach, ja die ohne Vakuolisation sich fortpflanzende ist nur angedeutet. Offenbar handelt es sich bei 2° C schon um eine Kältestarre, bei 6—7° C bloß um eine Herabsetzung der Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung und Reaktionsintensität. Denn bei 2° C reagiert die Pflanze überhaupt nicht auf die Verwundung, bei 6—7° C ist eine, allerdings geschwächte, Reaktion ganz sicher zu beobachten.

Die weiteren Versuche wurden bei einer konstanten Temperatur von 8—9° C ausgeführt. Die Pflanze wurde der Temperatur von 8 oder 9° (aus 18°) ausgesetzt, nach einigen (6—12) Stunden verwundet und nach einer bestimmten Zeit fixiert. Da die bei 8 und 9° C ausgeführten Versuche fast gleiche Resultate ergaben, will ich nur diejenigen, die sich auf die Einwirkung von 9° C beziehen, eingehender beschreiben.

Die Pflanzen befanden sich 6 Stunden in einem Wasser von 9° C (im Dunkeln). Die 3—4 cm langen Wurzeln

Digitized by Google

wurden sodann durch einen queren Schnitt verwundet und nach 15 und 45 Minuten fixiert. Nach 15 Minuten ist an den der Wundfläche zugekehrten Wänden das Plasma dicht angehäuft, in derselben Richtung ist auch der Kern verschoben, so daß er die Anhäufung berührt. Die traumatrope Reaktion ist außerordentlich deutlich zu sehen und in einer sehr langen Zone entwickelt. In den Wurzeln, die 45 Minuten nach der Verwundung fixiert wurden, ist die Plasmaanhäufung wenig stärker ausgeprägt. Hingegen ist der Kern deutlich näher der Zellwand verschoben.

Ich will die durch Messungen gewonnenen Zahlen zusammenstellen, um eine Uebersicht der Resultate zu ermöglichen, wobei die Reihen 1) die Entfernungen angeben (in Millimetern), in welchen die letzten reagierenden Zellen angetroffen werden, die Reihen 2) die Länge der eben reagierenden Zonen. Die Messungen beziehen sich auf die mittleren und inneren Periblemreihen.

A. $^1/_4$ Stunde nach der Verwundung. Temperatur = 9° C.

Entf. der Wunde vom Vegetationspunkt	1)	2)
0,5 mm	1,32	1,27
0,3 „	1,32	1,05
0,3 „	1,27	1,05
0,2 „	1,20	1,07

B. $^3/_4$ Stunde nach der Verwundung. Temperatur = 9° C.

Entf. der Wunde vom Vegetationspunkt	1)	2)
0,2 mm	1,54	1,41
0,3 „	1,32	1,21
0,3 „	1,32	1,1
0,2 „	1,21	0,99
0,6 „	1,21	1,1
0,3 „	1,1	0,99

Vergleicht man die Entfernungen der äußersten reagierenden Zellen mit denen, die für eine Temperatur von

Digitized by Google

20° C auf S. 26 angeführt wurden, so sieht man, daß es wohl nicht die Fortpflanzung der Reaktion und auch des Reizes ist, die unter dem Einfluß der relativ niedrigen Temperatur eine Modifikation erfahren. Dieselbe ist gerade so groß wie bei 20° C und viel größer als diejenige, die wir für 6° C feststellen konnten.

Vielmehr ist der Einfluß der relativ niedrigen Temperatur in der ungewöhnlich großen Länge der reagierenden Zone zu suchen. In dieser Beziehung läßt sich der Einfluß dieser relativ niedrigen Temperatur mit demjenigen des Lichtes vergleichen, obzwar unter dem Einfluß des letzteren dennoch die reagierende Zone nicht so lang ist. Die Erklärung dieser Erscheinung ist wiederum dieselbe, wie wir eine solche für den Einfluß des Lichtes zu geben versuchten. Entweder pflanzt sich der Wundreiz mit derselben Geschwindigkeit fort wie bei einer normalen Temperatur (18—20° C), jedoch die durch denselben hervorgebrachten Prozesse dauern länger, die Bewegungen der Kerne und des Cytoplasmas werden träger. Oder aber die Fortpflanzung des Wundreizes geht ein wenig langsamer vor sich, daher die von ihm ausgelösten Prozesse intensiver erscheinen und länger dauern. Aus den schon bei der Diskussion der Lichtwirkung angeführten Gründen und weiter, da die Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung immerhin noch hoch ist, läßt sich bei 9° C ihre Herabsetzung nicht sicher feststellen. Daß dieselbe thatsächlich niedriger als bei normalen Temperaturen (18—20° C) ist, kann wahrscheinlich daraus gefolgert werden, daß bei 6° C dieselbe thatsächlich sehr herabgesetzt ist[1]).

1) Nachträglich sei bemerkt, daß die Reaktionszeit bei 6 und 9° nicht viel verschieden ist von derjenigen bei 18 bis 20° C, nämlich in den jüngsten Zellen etwa 1—2 Minuten lang.

Digitized by Google

In dieser Beziehung läßt sich die Geschwindigkeit der Fortpflanzung der primären Reaktion verwerten. Die äußerste, eine wahrnehmbare Vakuolisation des Protoplasmas zeigende Zelle, war von der Wundfläche entfernt:

A. in Wurzeln, die 14 Stunden in 6° C sich befanden und 15 Minuten nach der Verwundung fixiert wurden, 0,045—0,056 mm;

B. in Wurzeln, welche 6 Stunden in 9° C sich befanden und 15 Minuten nach der Verwundung fixiert wurden, 0,09—0,11 mm;

C. in Wurzeln, welche aus 20° C in 6° C übertragen wurden, nach 45 Minuten verwundet und nach 15 Minuten fixiert wurden, 0,8—0,88 mm;

D. in Wurzeln, die aus 19° C in 42° C auf 1 Stunde übertragen wurden, dann verwundet und nach 15 Min. fixiert wurden, 0,03—0,045 mm.

In allen diesen Wurzeln war die Fortpflanzung der primären Reaktion beträchtlich langsamer als bei einer Temperatur von 18—20° C.

Einige Versuche wurden auch angestellt, um den Einfluß der sehr nahe unter dem Wachstumsoptimum liegenden Temperaturen kennen zu lernen. Die Wurzeln sind im Dunkeln bei einer Temperatur von 25° C gewachsen. Sie wurden durch einen queren Schnitt verwundet und nach 10 und 20 Minuten fixiert. Es war in ihnen bloß die primäre, mit einer Vakuolisation verbundene Reaktion zu beobachten. Eine traumatrope, schnell sich fortpflanzende Reaktion ohne Vakuolisation gab es nicht. Andere bei 26° C wachsende Wurzeln wurden ebenso verwundet und nach 5 Minuten fixiert. In diesen Wurzeln ließ sich in einer Entfernung von 0,73—0,83 mm von der Wundfläche eine sehr schwache traumatrope Reaktion konstatieren. Es

Digitized by Google

scheint, daß bei diesen Temperaturen die Größe der sekundären traumatropen Reaktion auf ein Minimum sinkt, daß der Reiz sehr kurz andauert und die Reaktion, kaum begonnen, wieder zurückgeht. Dem eben beschriebenen Versuche kommt aus dem Grunde eine gewisse Wichtigkeit zu, weil man jetzt begreifen kann, warum unter gewissen Umständen die Reaktion nicht vollständig zu Tage tritt, ja in bestimmten Partien, über die sich der Reiz fortpflanzt, gar nicht auftritt.

Die Temperatur von 35° C wirkt auf die Fortpflanzung der traumatropen Reaktion fast in derselben Weise, wie diejenige von 9° C. Die traumatrope (sekundäre) Reaktion hat sich 15 Minuten nach der Verwundung 1,1 mm weit von der Wundfläche verbreitet, die eben reagierende Zone ist etwa 0,88 mm lang. Man kann diese Erscheinung in derselben Weise deuten wie den Einfluß der relativ niedrigen Temperatur von 8—9° C.

Wurzeln, welche einige Stunden dem Einfluß der Temperatur von 41° C ausgesetzt und sodann durch einen queren Schnitt verwundet wurden, zeigen nach $^1/_4$ Stunde bloß die primäre Reaktion, die in einer Vakuolisation und teilweise auch traumatropen Umlagerung des Kernes und Cytoplasmas besteht. Diese hohe Temperatur ruft selbst an sich in den meristematischen Zellen ein Zusammenfließen und Heranwachsen der Vakuolen hervor, dennoch läßt sich die traumatrope primäre Reaktion ganz sicher feststellen. Eine sekundäre Reaktion ohne Vakuolisation ist überhaupt nicht bei dieser Temperatur zu konstatieren.

Schließlich wurden einige Pflanzen auf 6 Stunden dem Einfluß der Temperatur von 43° C ausgesetzt, sodann durch einen queren Schnitt verwundet und nach 15 Minuten in

Digitized by Google

einer Flüssigkeit, deren Temperatur ebenfalls 43° C betrug, fixiert. Es war in diesen Wurzeln gar keine Reaktion zu sehen. Somit handelt es sich bei dieser Temperatur um eine Wärmestarre. Die Pflanzen, die dann in eine Temperatur von 18° C übertragen wurden, wuchsen weiter.

Den Einfluß der konstanten verschiedenen Temperaturen kann man dahin präcisieren, daß in den Grenzen der nicht direkt schädlich wirkenden Temperaturen (9—35° C) die Fortpflanzung der traumatischen Reaktion nicht allzu viel modifiziert wird, woraus sich wohl folgern läßt, daß auch die Fortpflanzung des Wundreizes selbst in den Grenzen solcher Temperaturen nicht auffallender in ihrer Geschwindigkeit schwankt. Hingegen setzen höhere (über 35°) wie auch niedrigere Temperaturen (bis 8° C) die Geschwindigkeit der Reaktionsfortpflanzung beträchtlich herab, höchst wahrscheinlich auch die Fortpflanzung des Wundreizes selbst. Die weiteren Temperaturen haben eine Kälte- resp. Wärmestarre zur Folge.

Es wurde schon hervorgehoben, daß die Temperaturveränderung an sich selbst eigentümlich auf die Fortpflanzung der traumatischen Reaktion und wahrscheinlich auch auf die Reizleitung selbst einwirkt. Bei einer Temperatur von 8—9° C verbreitet sich die traumatrope Reaktion mit einer ziemlich großen, fast normalen Geschwindigkeit. Wird jedoch das Versuchsmaterial aus 20° C plötzlich in 8° C übertragen und 10—15 Minuten danach verwundet, so beobachtet man eine auffallend kleine Verbreitung der Reaktion. In einer Wurzel, die 15 Minuten nach dem Uebertragen verwundet und nach weiteren 15 Minuten fixiert wurde, war keine traumatrope Reaktion ohne Vakuolisation zu beobachten, es war nur direct bei der Wunde eine Vacuolisation und teilweise auch traumatrope

Digitized by Google

Umlagerung des Cytoplasmas entwickelt. Dieselbe hat sich nach weiteren 30 Minuten bloß in eine Entfernung von 0,11—0,22 mm verbreitet. In einem anderen Versuche war hingegen aus unbekannten Gründen 15 Minuten nach der Verwundung eine sekundäre Reaktion bis auf 0,45—0,48 mm (fixiert nach 15 Minuten) verbreitet. Dennoch deutet dies auf eine relativ sehr langsame Fortpflanzung der Reaktion, denn diese hat sich in Wurzeln, welche 12 Stunden der Einwirkung von 8° C ausgesetzt waren, 0,98—1,21 mm weit von der Wundfläche in 15 Minuten verbreitet. Die plötzliche Temperaturerniedrigung hat also an sich selbst in der Wurzelpitze eine Veränderung hervorgebracht, die eine Fortpflanzung der Reaktion und auch des Wundreizes selbst auffallend verlangsamt. Denn würde es sich bloß um eine Verlängerung der Reaktionszeit handeln, so müßte nach einer gewissen Zeit der Latenz die Reaktion mit derselben Geschwindigkeit sich fortpflanzen wie bei einer konstanten Temperatur von 8—9° C. Das ist jedoch nicht der Fall, und es muß daher gefolgert werden, daß auch die Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung durch eine plötzliche Temperaturveränderung herabgesetzt wird.

3) Einfluß des Mediums. Auf das Wachstum der Wurzeln als auch ihre anatomische Struktur übt das Medium, in welchem dieselben wachsen, einen bedeutenden Einfluß aus. Ich habe die Wurzeln von Allium cepa in Wasser, Sägespänen und feuchter Luft kultiviert, und trotzdem dieselben je nach dem Medium ein verschiedenes Wachstum und einzelne Abweichungen in der anatomischen Struktur aufwiesen, läßt sich keine prinzipielle Beeinflussung der Reaktionsfähigkeit seitens des Mediums feststellen. Bloß eine kleine Herabsetzung der Fortpflanzung der trauma-

Digitized by Google

tropen Reaktion läßt sich bei Wurzeln, die in Sägespänen gewachsen sind, im Vergleiche mit den in Wasser wachsenden konstatieren.

In Wurzeln, die in Sägespänen kultiviert, durch einen queren Schnitt verwundet und 45 Minuten nach der Verwundung fixiert wurden, hat sich die traumatrope Reaktion 0,94—1,21 mm (im mittleren und inneren Periblem) weit von der Wundfläche verbreitet. Die eben reagierende Zone beträgt 0,28—0,44 mm. Die Versuche wurden bei 18—19° C angestellt.

Wurzeln, die zunächst in Wasser gewachsen sind, wurden in dampfgesättigten Raum übertragen und hier 12 Stunden wachsen gelassen. Dann wurden sie durch einen queren Schnitt verwundet und 10 Minuten nach der Verwundung fixiert. Eine deutliche traumatrope Reaktion war auf 1,1, 1,2, 1,31, 1,65 mm von der Wundfläche (im inneren Periblem) verbreitet, die eben reagierende Zone war 0,25, 0,27, 0,32, 0,44 mm lang. Die Verhältnisse entsprechen also fast vollständig denjenigen, die man in Wurzeln, welche im Wasser wachsen, trifft.

Hier sei nebenbei noch der Fortpflanzung der traumatropen Reaktion in Nebenwurzeln gedacht. Es wurden Nebenwurzeln ersten Grades (relativ!) zum Versuche genommen. Sie wuchsen in Sägespänen bei 18—19° C, wurden durch einen queren, nahe an dem Vegetationspunkt geführten Schnitt verwundet und nach 45 Minuten fixiert. Das Resultat ist in der nachfolgenden Tabelle angeführt:

Entf. des Schnittes vom Veg.-Punkt:	Entf. der Reaktion von der Wundfläche:	Länge der reagier. Zone:
0,3 mm	0,50 mm	0,17 mm
0,1 „	0,66 „	0,22 „
0,1 „	0,72 „	0,28 „
0,1 „	0,72 „	0,22 „

Digitized by Google

Die Wurzelspitzen reagieren ganz deutlich, bloß ist die Entfernung, bis zu welcher sich die Reaktion von der Wundfläche verbreitet, eine kleinere als in relativen Hauptwurzeln der Zwiebel. Dies läßt sich einigermaßen dadurch erklären, daß die Nebenwurzeln eine wenigstens um 40 Proz. kürzere meristematische Zone besitzen als relative Hauptwurzeln. Da sich nun die Reaktion in den älteren Teilen der Wurzelspitze sehr langsam fortpflanzt, stockt dieselbe in den Nebenwurzeln früh im Verhältnis zu der früheren schnellen Fortpflanzung.

4) Einfluß der Schwerkraft. Einen Versuch habe ich auch der Frage gewidmet, wie die Schwerkraft auf die traumatrope Reaktion einwirkt. Tangl hat sich schon darüber ausgesprochen, ebenfalls Nestler hat sich mit dieser Frage beschäftigt. In meinem Versuche wurde eine Pflanze mit zahlreichen in Wasser gewachsenen Wurzeln in feuchte Luft übertragen, hier nach 12 Stunden verwundet und nach 10 Minuten fixiert. Die beobachtete traumatische Reaktion wurde schon auf S. 60 registriert.

Nun wurde die Pflanze umgekehrt, so dass die Wurzelspitzen aufwärts gerichtet waren, diese sofort verwundet und ebenfalls nach 10 Minuten fixiert. Die traumatrope Reaktion war in diesen Wurzeln im inneren Periblem auf 1,21, 1,22, 1,29, 1,54 mm verbreitet. Es war jedoch die Verschiebung der Zellkerne eine ziemlich geringe, so daß in keiner Zelle dieselben bis zur Zellwand gerückt erschienen. Die Geschwindigkeit der Fortpflanzung der Reaktion war im Vergleiche mit normal gestellten Wurzeln nicht geringer, hingegen war die eben reagierende Zone länger als in normal gestellten Wurzeln. Sie betrug nämlich im mittleren und inneren Periblem 0,36, 0,41, 0,50, 0,55 mm. Die Reaktion dauert hier also etwas länger als in normalen Wurzeln,

Digitized by Google

welche Erscheinung auch durch den Einfluß des Lichtes und durch gewisse Temperaturen zu erreichen ist. Mit Tangl's Angaben würde jedoch der Umstand übereinstimmen, daß die Kerne in ihrer Bewegung gegen den von der Schwerkraft ausgeübten Zug sich langsamer bewegen, als gleichsinnig mit der Richtung dieses Zuges. Es ist zu bemerken, daß Tangl ebenfalls mit Allium cepa experimentierte.

Wie wir gesehen haben, beeinflussen äußere Bedingungen die traumatrope Reaktion in ähnlicher Weise wie andere Lebenserscheinungen. In einigen Beziehungen, besonders was den Einfluß der Temperaturveränderung betrifft, haben sich abweichende Verhältnisse gezeigt, dies erklärt sich jedoch durch das eigentümliche Verhalten der plasmatischen Strukturen, die zu der Reizleitung in enger Beziehung stehen.

IV. Fortpflanzung des Wundreizes, der Reaktion und die Reaktionsfähigkeit der Zellen.

Wir haben bisher sehr wenig über die Fortpflanzung des Wundreizes gesprochen, vielmehr die Verbreitung der Reaktion, wie sie in einer sichtbaren Strukturveränderung der Zelle oder in gewissen Bewegungen des Zellinhaltes zu Tage tritt, diskutiert. Es ist dies aus mehreren Gründen geschehen. Die Fortpflanzung der Reaktion wäre ein Maß der Fortpflanzung des Wundreizes, wenn dieser sich mit stets gleicher Intensität verbreiten würde und die Zellen eine gleiche Reaktionsfähigkeit besäßen. Es ist daher nötig, diese Verhältnisse näher zu untersuchen, um über die Fortpflanzung des Wundreizes ins Klare zu kommen.

Die Versuche an einem homogenen, aus gleichartigen Zellen zusammengesetzten Gewebe haben gezeigt, daß der

Digitized by Google

Reiz in den äußersten Zellen, wo überhaupt noch eine sichtbare, durch den Wundreiz verursachte Reaktion festzustellen ist, keine vollständige Reaktion hervorzurufen im Stande ist. Die Reaktion zeigt sich z. B. in einer Plasmaansammlung, ohne daß sich auch der Kern selbst traumatrop verschiebt. In der Epidermis der Blattoberseite von Tradescantia zebrina läßt sich diese Erscheinung sehr schön beobachten. Es ließ sich immer in den äußersten Zellen, auch nachdem die Reaktion ihren Höhepunkt erreicht hatte (nach 3—4 Tagen), eine Zellreihe bloß mit einer traumatropen Plasmaansammlung ohne Kernverschiebung beobachten. Dies läßt sich leicht dadurch erklären, daß die Intensität des Wundreizes mit der Entfernung von der Wundstelle abnimmt, bis sie nicht mehr eine vollständige traumatrope Reaktion hervorrufen kann. Nun ist es möglich, daß ein schwächerer Reiz sich mit einer geringeren Intensität fortpflanzt als ein stärkerer, wodurch eine weitere Komplikation bei Bestimmung der Geschwindigkeit der Reizverbreitung möglich ist.

Es ist leicht festzustellen, daß in einem homogenen Gewebe sich die Reaktion mit einer abnehmenden Geschwindigkeit fortpflanzt. Die Geschwindigkeit der Reaktionsfortpflanzung ist z. B. in der Blattepidermis von Tradescantia in den ersten 24 Stunden am größten, in den folgenden 24 Stunden wird sie jedoch viel geringer, was auch schon aus Nestler's Angaben hervorgeht. Dies läßt sich entweder so deuten, daß der inzwischen herabgeschwächte Reiz langsamer sich fortpflanzt, oder aber daß dieser schwächere Reiz in den Zellen eine langsamer sich entwickelnde Reaktion auslöst, d. h., daß die Reaktionszeit für einen schwächeren Reiz unter sonst gleichen Verhältnissen kleiner ist. Dennoch ließe sich auf Grund ein-

Digitized by Google

gehender Beobachtungen die Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung wenigstens annähernd bestimmen. In einem vollständig gleichartigen, homogenen Gewebe würde sich der Reiz sowie die Reaktion gleichmäßig radial von der Wundstelle verbreiten. Schwieriger wird die Deutung von der beobachteten ungleichmäßigen Reaktionsverbreitung in einem Gewebekomplex, der aus ungleichartigen Zellen besteht. Hier kann nicht nur der verschiedenen Fortpflanzungsgeschwindigkeit in verschiedenen Richtungen ein wichtiger Anteil an der erwähnten Ungleichmäßigkeit zukommen, sondern auch Unterschieden in der Reaktionsfähigkeit der Zellen. Das alles kann in unserem Falle, wo es sich um die Wurzelspitzen handelt, vorkommen.

Daß sich thatsächlich in demselben Organe einzelne Zellen in ihrer Reaktionsfähigkeit sehr unterscheiden können, geht schon aus der wichtigen Beobachtung von Nestler hervor, daß die Schließzellen der Spaltöffnungen niemals eine traumatrope Umlagerung zeigen, und zwar auch dann nicht, wenn dieselben unmittelbar an der Wunde liegen. Hingegen ist dadurch eine traumatrope Reaktion in den hinter den Schließzellen liegenden Zellen nicht gehindert. Es ist möglich, daß sich der Wundreiz durch die Schließzellen fortgepflanzt hat, ohne überhaupt eine Reaktion hervorzubringen. Die Reaktionsfähigkeit dieser Zellen ist eben gleich Null. In diesem Fall handelt es sich allerdings um Zellen, die von den dieselben umgebenden bedeutend verschieden gebaut und differenziert sind. Hingegen habe ich in den Wurzelspitzen Zellen beobachtet, welche von den dieselben umgebenden durch ihren Bau gar nicht verschieden waren und dennoch, allerdings nur transitorisch, ihre Reaktionsfähigkeit verloren haben.

Es handelt sich nämlich um Zellen, welche sich eben

Digitized by Google

zu einer Teilung bereiten. In dem Stadium, wo der Kern einen deutlichen Chromatinfaden (Spirem) zeigt, reagiert die Zelle überhaupt nicht sekundär traumatrop, höchstens läßt sich hie und da in derselben eine schwache, kaum wahrnehmbare Plasmaansammlung beobachten. Das muß auf die Reaktion, welche ohne Vakuolisation auftritt, beschränkt werden. Denn die Vakuolisation und die nachherige Umlagerung tritt auch in solchen Zellen auf, die sich im Spiremstadium befinden. In jener Zone jedoch, wo bloß die sekundäre Reaktion erscheint, befinden sich alle Kerne, in denen ein entwickelter Chromatinfaden zu sehen ist, mitten in der Zelle, auch wenn alle umgebenden Zellen eine deutliche traumatrope Reaktion zeigen (Fig. 17, Taf. II). Auch Zellen, wo andere Stadien der Kernteilung sind, reagieren nicht, jedoch ist gewöhnlich wenigstens eine schwache traumatrope Plasmaansammlung in solchen Zellen zu sehen. Metakinetische Stadien zeigen hie und da eine Verschiebung, jedoch eine ganz unscheinbare.

Zellen, in denen es Spireme giebt (auch Astere und Anfänge der Metakinesis), reagieren also nicht traumatropisch. Wenn in der Zellreihe eine solche Zelle liegt, so reagieren die hinter ihr direkt gelegenen Zellen gewöhnlich ganz deutlich und mit ungeschwächter Intensität. Nun könnte man meinen, daß der Reiz nicht durch die betreffende Zelle sich verbreitet hat, sondern in den benachbarten Reihen neben derselben und dann wieder aus diesen Reihen in die hinter der nicht reagierenden liegende Zelle übertreten ist. In Wurzeln, welche eine Viertelstunde nach der Verwundung fixiert wurden, habe ich in der eben reagierenden Zone jedoch öfters beobachtet, daß in den Reihen, wo zwei nicht reaktionsfähige Zellen hinter einander liegen, die Reaktion hinter diesen Zellen nicht er-

Digitized by Google

scheint, oder sichtlich geschwächt ist, obzwar in den benachbarten Reihen die Reaktion ganz normal sich abspielt. Daraus folgt, daß der Wundreiz durch eine nicht reaktionsfähige Zelle sich fortpflanzen kann und hinter derselben eine normale Reaktion hervorzurufen imstande ist, hingegen daß zwei nicht reaktionsfähige, hinter einander liegende Zellen den Wundreiz abschwächen, so daß er dann entweder keine oder nur eine schwache Reaktion hervorrufen kann. Diese Beobachtung ist jedoch auch darum wichtig, weil sie klar beweist, daß sich die sekundäre Reaktion bloß in longitudinaler Richtung fortpflanzt, was sicher schließen läßt, daß auch der Wundreiz, der diese Reaktion auslöst, vorwiegend longitudinal in der Wurzelspitze geleitet wird.

Wenn also in gewissen Stadien die Zellen ihre Reaktionsfähigkeit vollständig verlieren, in anderen schwach reagieren, so muß man bei der Bestimmung der Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung damit rechnen, daß die Bestimmung wegen der thatsächlich vorhandenen Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit schwer zu ermitteln sein wird. Doch handelt es sich hier zunächst um die Feststellung der relativen Geschwindigkeiten der Reizleitung in verschiedenen Richtungen, wodurch die Aufgabe sehr erleichtert wird. Verbreitet sich in einem homogenen Gewebe die Reaktion gleichmäßig radial in allen Richtungen, so kann man wohl annehmen, daß sich auch der Wundreiz in allen Richtungen mit derselben Geschwindigkeit fortpflanzt. In der Wurzelspitze ist, wie wir schon gesehen haben, dies nicht der Fall. In denselben Zellen pflanzt sich z. B. die Reaktion in transversaler Richtung viel langsamer fort, als longitudinal. Von einem Längsschnitt verbreitet sich zu beiden Seiten der Wunde die Vakuolisation

Digitized by Google

und die traumatrope Umlagerung mit einer gleichen Geschwindigkeit in dem ganzen meristematischen Wurzelteile. Hingegen verbreitet sich dieselbe Reaktion in der Längsrichtung mit einer größeren Geschwindigkeit, mit einer noch größeren jedoch die sekundäre Reaktion ohne Vakuolisation. Da sich nun die primäre und sekundäre Reaktion, auch wenn sie von einem Längsschnitt hervorgebracht wurden, in denselben Zellen in der Längs- und Querrichtung mit einer verschiedenen Geschwindigkeit fortpflanzen, so kann man daraus folgern, daß dies auf einer Verschiedenheit der Geschwindigkeit der Reizleitung beruht. Denn wäre diese nicht verschieden groß, müßte die Reaktion, da die Reaktionszeit doch für dieselben Zellen dieselbe ist, sich in allen Richtungen gleichmäßig fortpflanzen. Wir haben gesehen, daß die Reaktionszeit in den älteren Teilen der Wurzel zunimmt, das gilt jedoch für die Partieen, wo die Teilungsfähigkeit schon erlischt oder erloschen ist. Hingegen ist dieselbe, wie das die Versuche mit Längsschnitten zeigen, in der ganzen meristematischen Zone fast gleich groß, wie sich aus dem Vergleich der in verschiedenen Zeitintervallen fixierten längsverwundeten Wurzeln herausstellt. Wichtig ist noch zu bemerken, daß schief geführte Schnitte zu denselben Resultaten geführt haben, wie die Quer- und Längsschnitte. Die primäre, mit einer Vacuolisation verbundene Reaktion pflanzte sich auch von schiefen Schnitten in der Längsrichtung mit der größten, in der Querrichtung mit der geringsten Geschwindigkeit fort.

Man könnte nämlich meinen, daß die Verschiedenheiten in der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Wundreizes in verschiedenen Richtungen damit zusammenhängen, daß der Wundreiz in seiner Intensität verschieden ist, je nachdem die Wundfläche parallel der Längsachse der Wurzel

Digitized by Google

oder senkrecht zu derselben geführt wird. Im ersten Falle sind es meist die periklinalen Wände, welche an der Wundfläche direkt liegen, wogegen es im zweiten Fall meist antiklinale Wände sind, die an dieselbe angrenzen. Dadurch konnte ein verschiedener Reiz hervorgebracht werden, vielleicht besonders was die Intensität betrifft. Daß dem nicht so ist, beweisen schief geführte Schnitte, durch welche nicht nur antiklinale, sondern auch periklinale Wände mit der Wundfläche in direkte Berührung kommen. Dennoch pflanzt sich auch jetzt die Reaktion in der schon angegebenen Weise fort, nämlich in den Längsradien mit der größten, quer mit der geringsten Geschwindigkeit. Das gilt jedoch nur für ungefähr diejenigen Teile der Wurzelspitze, wo die Zellreihen paralell verlaufen. In der jüngsten Partie sind die akropetalen Längsradien durch die geringste Geschwindigkeit ausgezeichnet, dann kommen die Quer- und schließlich die basipetal verlaufenden Längsradien.

Immerhin sind die Unterschiede in der Geschwindigkeit der Reizleitung, wenn man die Fortpflanzung der primären Reaktion berücksichtigt, nicht allzugroß. Die Geschwindigkeit der Reizleitung, welche die sekundäre Reaktion veranlaßt, muß viel größer sein. Sie hat jedoch so viel Eigentümliches an sich, daß sie sich mit der primären nicht direkt vergleichen läßt. Wir haben schon die mögliche Erklärung berührt, daß diese Reaktion überhaupt durch einen schwachen Reiz zustande gebracht werden könnte, daß hingegen ein stärkerer Reiz die primäre Reaktion zur Folge hat. Daß jedoch diese Erklärung nicht genügt, beweist der Umstand, daß die sekundäre Reaktion nie in der Querrichtung auftritt. Verwundet man eine Wurzelspitze durch einen Längsschnitt, so tritt nie eine sekundäre Reaktion ein, bei der sich der Kern gegen die Wundfläche

Digitized by Google

verschieben würde, ohne daß das Plasma vakuolisiert wäre. Und dennoch ist es sicher, daß sich über die Zone der primären Reaktion ein schwacher Reiz fortpflanzt, der nach längerer Zeit eine primäre Reaktion hervorbringt. Es ist, wie schon hervorgehoben wurde, auch in einer Wurzelspitze, in der sich der Wundreiz von einem Längsschnitt fortpflanzt, eine sekundäre Reaktion festzustellen, dieselbe pflanzt sich jedoch in nur longitudinaler Richtung, wie aus mehreren Gründen zu schließen ist, fort. Einerseits aus der oben angeführten Beobachtung, daß mehrere hinter einander liegende nicht reaktionsfähige Zellen die weitere Fortpflanzung der Reaktion in der Zellreihe einstellen, ohne daß sich aus den benachbarten Reihen der Reiz in dieselbe zu verbreiten imstande wäre, andererseits daß im Dermatogen, das nur in einer Entfernung von etwa 0,8 mm vom Vegetationspunkt einer sekundären Reaktion fähig zu sein beginnt, nie in dieser Weise reagiert, wenn es nicht in diesem Teile verwundet oder von der primären Reaktion getroffen ist. Es reagiert auch dann nicht, wenn das Hypoderm eine deutliche sekundäre aus den jüngeren Teilen der Wurzelspitze kommende Reaktion zeigt. Ich schließe daraus, dass sich die sekundäre Reaktion, also auch der dieselbe auslösende Reiz nur longitudinal, eigentlich in der Richtung der periklinalen Zellreihen fortpflanzt. Es wäre nämlich möglich, daß sich auch der diese Reaktion verursachende Reiz radial fortpflanzt, jedoch in den der longitudinalen Richtung am nächsten liegenden Radien mit der größten Geschwindigkeit. Wie wir gesehen haben, ist diese Annahme nicht zulässig.

Es ist nicht zu bezweifeln, daß sowohl die primäre als auch die sekundäre Reaktion echte, durch den Wundreiz hervorgebrachte traumatrope Reaktionen sind. Doch

Digitized by Google

unterscheiden sie sich in mehrerer Hinsicht. Einerseits in ihrer Form, andererseits in der Fortpflanzungsgeschwindigkeit, dann auch darin, daß die sekundäre Reaktion durch einen viel schwächeren Reiz zustande gebracht wird als die primäre, schließlich in dem wichtigen Punkte, daß sich die primäre Reaktion radial verbreitet, die sekundäre jedoch bloß longitudinal und basalwärts. Wir wollen das Verhältnis der beiden Reaktionen eingehender betrachten.

Der Wundreiz wird mit der steigenden Entfernung von der Wundfläche immer schwächer. Er vermag die primäre Reaktion nur bis in eine bestimmte Entfernung hervorzurufen. Es ist wohl anzunehmen, daß er sich noch weiter fortgepflanzt hat, als die primäre Reaktion reicht, daß jedoch schließlich seine Intensität zu gering ist, um die primäre Reaktion hervorrufen zu können. Bloß derjenige Reiz, der sich longitudinal basalwärts fortpflanzt, ruft dann noch eine Reaktion hervor und zwar jene, die wir als die sekundäre bezeichnet haben. Wir können für das Zustandekommen dieser Reaktion nur den charakteristischen Umstand anführen, daß sie von einem relativ schwachen, longitudinal basalwärts sich fortpflanzenden Reiz hervorgebracht wird.

Es war mir a priori wahrscheinlich, daß hier eine Untersuchung eingreifen könnte, ob es reizleitende Strukturen giebt. Wir haben jetzt einen Reiz gefunden, der sich in bestimmter Richtung mit einer hervorragenden Geschwindigkeit fortpflanzt und eine gut wahrnehmbare Reaktion auslöst. Die Reizleitung geschieht in lebendigen Zellen und ist von einem gewissen Komplexe äußerer Bedingungen abhängig. Es ist also sehr wahrscheinlich, daß in der Wurzelspitze gewisse Vorrichtungen zu finden sein werden,

Digitized by Google

die mit der Reizleitung in Verbindung stehen. Daß thatsächlich derartige Strukturen existieren, soll im folgenden Theile dieser Arbeit bewiesen werden.

Zweiter Teil.

Das reizleitende Fibrillensystem.

V. Das Fibrillensystem in der Wurzelspitze von Allium cepa.

Ich wähle zur eingehenden Beschreibung der plasmatischen Struktur, welche ich in eine nahe Beziehung zur Reizleitung bringe, die Wurzelspitzen von Allium cepa, da wir bei denselben die Reizleitung eingehend untersucht haben und wahrscheinlich gemacht haben, daß hier im Dienste der Reizleitung stehende Vorrichtungen gefunden werden können. Schon in der Einleitung wurde hervorgehoben, daß derartige Vorrichtungen verschiedener Art sein können. Wenn man nun etwas findet, was scheinbar eine solche Vorrichtung vorstellen könnte, so muß vorher experimentell nachgewiesen werden, daß dieselbe in Diensten der Reizleitung steht. Ich habe mich daher nicht nur mit der Feststellung der formalen und topographischen Verhältnisse begnügt, sondern auch ihre Bedeutung experimentell nachzuweisen bemüht. Zunächst sollen die Strukturen in topographischer und formaler Hinsicht beschrieben werden, sodann will ich die Resultate meiner Versuche mitteilen.

Die Wurzelspitzen von Allium cepa wurden erstens in vivo untersucht. Es wurden Längs- und Querschnitte in Wasser, später in Hühnereiweiß ($+H_2O$, 1 : 1) untersucht. An Längsschnitten wurden in verschiedenen Zellen longitudinal verlaufende dichte Plasmastränge auffallend, die

Digitized by Google

jedoch bald infolge des Wundreizes in unregelmäßige Ströme sich teilten und verschwanden. Dieselben erschienen verschwommen körnig, eine feinere Struktur konnte ich in ihnen nicht erkennen.

Um dies zu ermöglichen, habe ich eine Vitalfärbung mit Methylenblau versucht. Ich nahm eine 1-proz. wässerige Lösung und beobachtete die Längsschnitte direkt in derselben. Zunächst war keine Differenzierung zu sehen. Das Protoplasma färbte sich dann sehr schwach diffus blau. Auf einmal erschienen in den längs verlaufenden Plasmasträngen feine, intensiv blaue Fasern, die sich von einer bis zur anderen Querwand verfolgen ließen; in den nächsten Zellen waren öfters korrespondierende Fasern zu beobachten. Dieser Zustand dauerte nur einige Sekunden lang, sodann erschien wieder alles Plasma diffus blau gefärbt, und es zeigten sich in der Zelle deutliche Desorganisationserscheinungen. Die Färbung der erwähnten Fasern ist also beim Absterben der Zelle oder direkt vor demselben aufgetreten und dauert nur eine sehr kurze Zeit. Ich habe eine noch deutlichere Färbung der Fasern erhalten, wenn ich die Farbstofflösung mit einigen Tropfen Ammoniak versetzte, wodurch das Absterben der Zellen beschleunigt wurde.

Die Methode der vitalen Färbung mit Methylenblau wurde in der Zoologie vielfach benutzt, um die Nervenzellen und ihre Fortsätze zur tinktionellen Isolierung zu bringen. Es ist bekannt, daß es sich auch dabei nicht um eine eigentliche Vitalfärbung handelte, vielmehr um eine Färbung während des Absterbens. Dasselbe gilt auch für die pflanzlichen Objekte. Auch hier gelingt es, beim Absterben in den Zellen gewisse Strukturen mit Methylenblau zu färben. Aus weiteren Mitteilungen wird erhellen, daß es geboten ist, diese Schnitte womöglich bald zum

Digitized by Google

Absterben zu bringen, und diesem Umstande verdankt wahrscheinlich ein Zusatz von Ammoniak seine fördernde Wirkung auf die Färbung. Dabei ist zu bemerken, daß man ziemlich selten eine gute Färbung mit Methylenblau erzielt. Ich habe mich bemüht, die Methylenblautinktion zu fixieren, um dieselbe näher untersuchen zu können. Ich benutzte dazu das von Bethe empfohlene Molyledän-Ammoniumverfahren, doch erzielte ich kein befriedigendes Resultat, und zwar aus dem Grunde, weil die Objekte bei dieser Methode allmählich absterben. Diese Beobachtungen haben für mich — obzwar sie keine eingehende Einsicht in die zu beschreibenden Strukturen verschaffen konnten — eine große Bedeutung gehabt, weil sie später die an fixierten Objekten beobachteten Strukturen nicht als Artefakte deuten ließen und eine Beobachtung in vivo doch ein immer anzustrebendes Ideal ist.

Größtenteils habe ich jedoch die zu beschreibenden Strukturen an fixiertem und gefärbtem Material untersucht. Zum Fixieren wurden verschiedene Flüssigkeiten gebraucht: meist, wie schon hervorgehoben, Pikrineisessig-Schwefelsäure, oder die Flemming'sche Solution, auch Chromessigsäure. Einiges Interesse hatten auch die mit Alkohol oder Alkoholeisessig (98:2) fixierten Präparate. Was die Färbung betrifft, so habe ich zur Durchfärbung entweder Parakarmin oder Hämalaun gebraucht, zur Schnittfärbung das Heidenhain'sche Eisenalaun-Hämatoxylinverfahren, Flemming's Methoden der 3 Farben, oder die Kombination Smaragdgrün und Fuchsin S nach vorheriger Tanninbeizung. Sehr gut hat sich Ueberfärbung mit Fuchsin S bewährt, worauf das Präparat 1—2 Monate dem Einfluß des Lichtes ausgesetzt wurde. Ich erhielt dadurch die schönsten Differenzierungen. Leider muß ich gestehen, daß

Digitized by Google

es mir bisher nicht gelungen ist, die Strukturen, um welche es sich hier handelt, specifisch zu färben, daher sich die Lücken meiner folgenden Darstellung erklären lassen.

Wenn man einen medianen Längsschnitt aus der Wurzel von Allium cepa etwa bei einer Vergrößerung 300:1 untersucht, so kann man nicht übersehen, daß in zahlreichen Zellen, besonders im Plerom und Periblem mächtige Plasmastränge longitudinal verlaufen und daß dieselben meist ganz deutlich an den Querwänden in den Nachbarzellen genau korrespondieren. Am deutlichsten treten diese Plasmastränge in den großen Zellreihen im Plerom hervor (Fig. 14—16, 18, 19, Taf. II), ziemlich deutlich in den mittleren und inneren Periblemzellen, weniger auffallend sind dieselben im äußeren Periblem, im Hypoderm und im älteren Dermatogen. In der Endodermis, im Pericambium und im jungen Dermatogen findet man sie nicht. Am deutlichsten lassen sich diese Plasmastränge überhaupt in derjenigen meristematischen Partie der Wurzelspitze sehen, wo die Zellen sich schon deutlich zu strecken beginnen und sich nicht mehr so intensiv teilen. Dies kommt davon, weil in diesem Teile die Zellen schon ziemlich große Vakuolen aufweisen, welche um den centralen Plasmastrang herum gruppiert sind und ihn so deutlich hervortreten lassen. Daß diese Stränge jedoch keine normalen, typischen Plasmastränge sind, welche man in verschiedenen, mit größeren Safträumen versehenen Zellen findet, geht daraus hervor, daß man dieselben auch in jüngeren, noch mit zahlreichen, ganz winzigen Vakuolen versehenen Zellen feststellen kann und daß sie hier ein deutlich vom übrigen Cytoplasma abweichendes optisches Verhalten zeigen.

Der axial in der Zelle verlaufende Streifen ist aus einer granulären Substanz zusammengesetzt, in welcher

Digitized by Google

hier und da schon bei der erwähnten relativ schwachen Vergrößerung sich faserige, in der Längsrichtung verlaufende Strukturen nachweisen lassen. Da die Stränge besonders auffallend in den großen Zellreihen des Pleroms, welche später den Gefäßen Ursprung geben, entwickelt sind, will ich die Plasmastränge zunächst eingehender beschreiben, wie wir dieselben hier finden. Die Zellen bilden regelmäßige, zusammenhängende Reihen, die sich nie verzweigen. Längsteilungen treten in diesen Zellen nie auf, aber auch Querteilungen sind ziemlich spärlich anzutreffen, da sich die Zellen sehr früh zu verlängern beginnen. Die Zellreihe läßt sich bis direkt zum Vegetationspunkt verfolgen. Dieser wird von mehreren, nicht ganz regelmäßig angeordneten Zellen gebildet, welche substanzarm erscheinen, große Vakuolen enthalten und für gewöhnlich keine Teilungen aufweisen. Die ersten Zellen der großen Pleromreihen sind öfters ebenso beschaffen. Jedoch läßt sich schon in den folgenden, mit kleinvakuoligem Plasma erfüllten Zellen um die Kerne herum eine dichte Substanz beobachten, welche zunächst den ganzen Kern umgeben und unregelmäßige Vorsprünge in das umgebende Plasma aussenden kann. Doch kann man schon z. B. in der neunten Zelle, vom Vegetationspunkt gerechnet (Fig. 14, Taf. II), einen mitten durch die Zelle ziehenden Plasmastrang sehen, der von einer Querwand zur anderen sich erstreckt und den central gelegenen Kern umgiebt. Die Stränge verlaufen also longitudinal, und da die Stränge der benachbarten Zellen genau zu beiden Seiten der Querwände korrespondieren, so bilden sie auf diese Weise einen vom Vegetationspunkt bis tief in die älteren Teile der Wurzelspitze sich kontinuierlich — der Unterbrechung durch Querwände ungeachtet — ziehenden Streifen abweichenden Protoplasmas. Das ist um so

Digitized by Google

auffallender, als dann, wenn die Stränge nicht genau axial verlaufen und nicht zur Mitte, sondern excentrisch an die Querwand sich anlegen, auch in der Nachbarzelle der Streifen excentrisch die Querwand berührt, so daß hier ebenfalls eine vollständige Korrespondenz zustande kommt. Eine solche Reihe ist in Fig. 14—16, Taf. II, dargestellt.

Man sieht, daß die Plasmastränge sich gewöhnlich mit einer breiten Basis der Querwand anlegen, gegen das Centrum der Zelle schmäler, vor dem Kern jedoch wiederum breiter werden. Oft, besonders in älteren Zellen, teilt sich der Strang vor dem Kern in mehrere Teile, um sich hinter demselben wiederum zu vereinigen. Es kommen auch Fälle vor, wo der Strang in mehreren getrennten Aesten an die Querwand tritt, wobei auch an der anderen Seite der Strang der Nachbarzelle ein ähnliches Verhalten zeigt. Schließlich können auch mehrere ganz getrennte Plasmastränge nebeneinander durch die ganze Zelle verlaufen, was jedoch ein bei Allium sehr selten vorkommender Fall ist (Fig. 15, Taf. II). Wir werden sehen, daß ein derartiges Verhalten der Plasmastränge für Hyacinthus orientalis ein typisches ist. Je länger die Zellen sind, desto auffallender werden die Plasmastränge. Denn, wie schon erwähnt wurde, die Vakuolen gruppieren sich um dieselben, und der Strang, jetzt von wenig normalem Plasma umgeben, tritt ungemein deutlich zu Tage (Fig. 16, 18, Taf. II). In älteren Zellen fließen jedoch die großen Vakuolen allmählich zu einem einzigen Saftraume zusammen, und dann wird der früher axial verlaufende Plasmastrang zur Seite gedrängt, gewöhnlich dicht an die Zellwand (Fig. 16. Taf. II). Es ist dann schwieriger, denselben aufzufinden, und oft gelingt es gar nicht, was besonders für Zellen gilt, welche mehr als 2,5 mm vom Vegetationspunkt entfernt sind. Ich will nicht behaupten,

Digitized by Google

daß die Stränge hier überhaupt nicht mehr existieren. Das wird man erst dann sicher behaupten können, wenn sich die Stränge distinkt durch irgend welches Tinktionsmittel differenzieren lassen werden.

Was die Form des längsverlaufenden Plasmastranges betrifft, so muß bemerkt werden, daß die vorstehende Schilderung bloß meist für (optische) Schnitte zutrifft. Oefters ist das, was an einem solchen Schnitt als ein in zwei Stränge geteilter Plasmastreifen erscheint, eigentlich ein hohles, trichterförmiges Gebilde; was als zwei nebeneinander parallel verlaufende Stränge erscheint, ein hohles, cylindrisches Gebilde. Bei stärkeren Vergrößerungen und dickeren Schnitten (etwa 10 μ), wo die Stränge nicht auf mehrere Schnitte gelangen, kann man dies ganz sicher feststellen.

Es ist wichtig, hervorzuheben, daß die Plasmastränge in der Zelle thatsächlich in continuo von einer Querwand zur anderen verlaufen, also nicht vielleicht bis zum Kern und von diesem wieder auf dem anderen Pole beginnen. Die Stränge weichen nur dem Kerne gewissermaßen aus und zwar entweder so, daß sie ihn vollständig allseitig umgeben, oder in mehreren Aesten um denselben herum verlaufen, oder auch ohne Teilung an einer Seite am Kerne vorübergehen. Man findet in einer Zellreihe für alle diese Fälle Beispiele, so daß daraus folgt, daß die Form der Stränge in dieser Beziehung verschiedenartig variieren kann. Das geht aus den Figuren 18 und 19 (Taf. II) hervor.

Auffallend ist dabei der Umstand, daß die Plasmastränge fast immer in Berührung mit den Kernen kommen. In den jüngeren Teilen der Wurzelspitze habe ich dies als eine ausnahmslose Regel gefunden. Der Kern ist da immer in einer innigen Berührung mit dem Plasmastrang zu sehen. Hingegen wird diese Beziehung in den älteren Zellen immer

Digitized by Google

lockerer, und in den Zellen, wo der Strang durch den großen centralen Saftraum zur Seitenwand gedrängt wird, können einzelne Aeste des Plasmastranges von dem Kerne vollständig getrennt werden. Dabei scheint mir wahrscheinlich zu sein, daß die Beziehung zwischen dem Kern, und dem axialen Plasmastrang eine sekundäre sein kann. Der Plasmastrang nimmt die möglichst kürzeste Richtung von einer Querwand zur anderen ein, und dabei muß er notwendigerweise an den Zellkern stoßen, welcher hier den Mittelpunkt seiner Zelle einnimmt. Immerhin ist für die jüngeren Zellen, wo der Plasmastrang immer den Kern umspinnt, nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, daß die innige Berührung zwischen Kern und Plasmastrang eine physiologische Bedeutung hat.

Doch sind die eben in ihrer Form und ihrem Verlauf beschriebenen eigentümlichen Plasmastränge nicht bloß auf einige Reihen des Pleroms beschränkt. Man findet dieselben auch im Periblem und zwar besonders in den mittleren und inneren Schichten deutlich entwickelt; im Hypoderm beginnen dieselben erst etwa 0,5 mm, im Dermatogen etwa 0,8 mm von dem Vegetationspunkt entfernt deutlich zu werden. Im Hypoderm verlaufen die Stränge ziemlich gerade, hingegen sind sie im inneren und mittleren Periblem verschiedenartig gebogen. S-förmige oder einfach bogenförmig gekrümmte Stränge sind hier besonders häufig anzutreffen. Die konvexe Seite dieser bogenförmigen Stränge ist meist, besonders in den älteren Teilen der Wurzelspitze, gegen das Plerom gerichtet, der Strang selbst ist in der tangentialen Richtung ein wenig abgeplattet (vgl. Fig. 8, 9, Taf. I). Es sind mir öfters abnorme Wurzelspitzen vorgekommen, wo einige Periblemschichten hypertrophisch groß waren. In diesen Zellen waren dann auch die axial ver-

Digitized by Google

laufenden Plasmastränge sehr mächtig entwickelt, zuweilen mächtiger als in den Zellen der großen Pleromreihen. Sonst sind jedoch die Stränge der Rindenzellen kleiner als diejenigen des Pleroms, ihre Mächtigkeit nimmt gegen das Dermatogen hin allmählich ab. Ich besitze einige ältere Präparate aus Wurzelspitzen von einer Zwiebelrasse, die sehr große, plattgedrückte, blasse Zwiebeln besaß und mächtige Wurzeln mit gewöhnlich 1 mm dicken Wurzelspitzen entwickelte. Die Wurzelspitzen wurden mit Chromessigsäure fixiert und mit Gentiana-Safranin-Orange gefärbt. In diesen Wurzelspitzen waren nur in den großen Zellen der Pleromreihen die Plasmastränge entwickelt, im Periblem war keine Spur von ihnen zu sehen, hingegen waren sie wieder im Hypoderm deutlich entwickelt. Ich will nicht glauben, daß die Plasmastränge hier überhaupt im Periblem nicht entwickelt waren, sondern daß sie hier ziemlich schwach waren und bei der Präparation zerrissen wurden. Das läßt sich oft beobachten, besonders wenn man die Präparationsflüssigkeiten schnell wechselt. Solche zerrissene Plasmastränge könnten eine unrichtige Vorstellung von dem Wesen derselben verursachen, worauf ich noch später zu sprechen komme.

Aber auch an sehr dünnen Schnitten können die Plasmastränge, besonders diejenigen, welche stärker gekrümmt sind, dadurch, daß sie auf mehrere Schnitte gelangen, ihre Kontinuität scheinbar verlieren. Da ist es dann nötig, die Nachbarschnitte zu kombinieren, um sich von der Kontinuität zu überzeugen.

In der Endodermis habe ich bisher überhaupt nicht die Fibrillen feststellen können, ebenfalls nicht in dem Plerомparenchym. Außer den großen Pleromreihen besitzen die übrigen Zellschichten relativ schwache Plasma-

Digitized by Google

stränge, und an nicht gut gefärbten Präparaten können dieselben leicht übersehen werden. Man muß dann auch zu starken und zu den stärksten Vergrößerungen greifen, um sich nicht von normalen Plasmasträngen oder Lamellen täuschen zu lassen.

Bei verschiedenen Pflanzen können nämlich auch gewöhnliche Plasmastränge in den benachbarten Zellen korrespondieren[1]), und es wäre nichts Merkwürdiges, wenn in einem cylindrischen Organ, das vorwiegend in einer Richtung wächst und polar differenziert ist, auch die normalen Plasmastränge in dieser Richtung orientiert wären. Doch beweist eine eingehende Untersuchung, daß es sich in unserem Falle nicht um gewöhnliche Plasmastränge handelt.

Die uns interessierenden longitudinal verlaufenden Plasmastränge erscheinen bei schwächeren Vergrößerungen aus einer dichten und körnigen Substanz zusammengesetzt, in welcher sich jedoch schon bei 400—500-facher Vergrößerung faserige, längsverlaufende Strukturen beobachten lassen. An gefärbten Präparaten erscheinen dieselben in folgenden Tönen: Nach Fixierung mit Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure und Durchfärben mit Parakarmin sind dieselben gelblich oder schwach rosa gefärbt. Das übrige Plasma ist fast ungefärbt oder viel schwächer rosa. Nach Fixierung mit Chromessigsäure und Durchfärbung mit Parakarmin sind die Stränge ebenso schwach rosa gefärbt wie das übrige Protoplasma; ebenso fixiert und mit Delafield's Hämatoxylin durchfärbt (schwache Lösung), fast schwarz faserig, das übrige Plasma wenig schwächer violett, körnig. Mit Pikrin-Eisessig-

---

1) Vgl. z. B. H. Miehe, Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monokotylen. Botan. Centralbl., Bd. 78., 1899.

Digitized by Google

Schwefelsäure fixiert und nach Heidenhain's Angabe mit Eisenalaunhämatoxylin tingiert, dunkel violett bis schwarz, faserig, in körnig pseudoalveolärem Plasma eingebettet. Nachgefärbt mit Orange G, erscheinen die Stränge schmutzig-gelb in schwarzem, körnigem Plasma eingebettet. Bei Färbung mit Safranin-Gentiana-Orange (Flemming's Verfahren) nehmen die Präparate verschiedenartige Farbentöne an, je nach der Länge der Einwirkung einzelner Flüssigkeiten. An Präparaten, wo die Nukleolen rein rot erscheinen, sind auch die Plasmastränge rot, entweder ins Gelbliche, oder auch leuchtend rein rot in einem schmutzig-gelben oder violetten Cytoplasma. Immerhin zeigt bei eingehender Beobachtung der Strang auch violette Elemente, über welche noch näher berichtet werden soll. Läßt man Orange-G länger einwirken, so erscheinen die Stränge gelb, doch lassen sich in denselben auch graue Elemente nachweisen. Fuchsin S färbt die Stränge stark rot, stärker als das übrige Cytoplasma. Hämalaun färbt dieselben weniger stärker violett als das übrige Plasma, Smaragdgrün ebenso grün. An einem anderen Orte[1]) habe ich andere Resultate verschiedener Tinktionen angegeben.

Will man die feinere Struktur der Plasmastränge untersuchen, so empfiehlt es sich, dies an dünnen (2—3 μ), entweder mit Safranin-Gentiana-Orange oder mit Heidenhains Hämatoxylin gefärbten Schnitten mit Hilfe einer homogenen Immersion zu thun. Ein vorzügliches Licht, wie es blendend weiße, von der Sonne direkt belichtete Wolken geben, ist absolut nötig, will man die Strukturen genau sehen.

Die longitudinal verlaufenden Plasmastränge erscheinen aus zahlreichen homogenen Fäden zusammengesetzt, die in

1) Němec, B., l. c. p. 316.

Digitized by Google

einem dichten granulären Plasma eingebettet sind. Das Plasma bildet an den homogenen Fibrillen eine feine, jedoch scharf distinkte Hülle, Scheide. Dieselbe ist allerdings nicht überall gleich dick, vielmehr enthält sie öfters Körnchen, oder ist an einigen Stellen dicker, so daß es bei flüchtiger Beobachtung scheinen könnte, daß sie nicht kontinuierlich die Fibrille umhüllt. Jedoch ist dies unter normalen Verhältnissen nicht der Fall. Die Fibrillen, d. h. die homogenen von der Scheide umgebenen Fäden sind in ihrem ganzen Verlaufe ungefähr gleich dick, die einzelnen Fibrillen können jedoch in ihrer Dicke ein wenig variieren. Der Durchmesser derselben beträgt etwa 0,0005—0,0007 mm. Im allgemeinen erscheint die homogene Fibrillensubstanz erythrophil, d. h. an Präparaten, an welchen die Nukleolen intensiv und rein rot gefärbt sind, zeigen die Fibrillen einen ähnlichen Ton. Hingegen färbt sich an denselben Präparaten die Scheide mit Gentiana violett oder blau, mit Smaragdgrün grün. Ich will daraus keine anderen Schlüsse ziehen, als daß die Substanzen, welche einerseits die Scheiden, andererseits die homogenen Fibrillen bilden, wenigstens physikalisch verschieden sind. Ueber die chemische Zusammensetzung der Fibrillen habe ich bisher keine Untersuchungen anstellen können. Doch bemerke ich, daß es mir beim Vergleiche von Präparaten, die einerseits mit Chromessigsäure oder Flemming'scher Flüssigkeit und andererseits mit Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiert wurden, oft schien, daß die mit letzterer Flüssigkeit behandelten Präparate von den Fibrillen bloß eine hohle Scheide besitzen, daß nämlich die homogene von den Scheiden umhüllte Substanz schon aufgelöst und entfernt ist. Wogegen die Fibrillen an mit Chromessigsäure fixierten Präparaten eine meist deutlich erythrophile, innere Faser zeigten, die von einer kyanophilen, stark gefärbten

Digitized by Google

Scheide umgeben war, erschien an den mit der zweiten Flüssigkeit fixierten Präparaten der von den Scheiden umgebene Raum ungefärbt, ohne Struktur und Farbenton.

Am besten sieht man die Fibrillen oder eigentlich ihre Scheiden an Präparaten, die aus mit Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiertem Material gewonnen wurden. Auch die Flemming'sche Flüssigkeit giebt manchmal gute Resultate, doch dringt sie meist langsam in die Objekte, und es entstehen dadurch in ihrem Innern oft Artefakte oder Gebilde, welche auf ein allmähliches Absterben und damit verbundene Desorganisationserscheinungen deuten. Auch Alkoholmaterial, sowie mit Eisessig- oder Sublimatalkohol fixierte Wurzelspitzen zeigten ganz deutliche fibrillär zusammengesetzte Plasmastränge. Doch schrumpfen dabei die Protoplasten so sehr, daß man fixiertes Material nicht gut zur Untersuchung verwenden kann. Dennoch beweist der Umstand, daß die fibrilläre Zusammensetzung der Plasmastränge an verschiedenartig fixierten Objekten deutlich zu sehen ist, daß man es hier kaum mit Artefakten zu thun hat. Noch einer Erscheinung, die an den Präparaten oft zu sehen ist, muß ich hier gedenken. Bei einem besonders vorsichtigen Manipulieren erhält man Präparate, wo die Zellen nicht geschrumpft sind, besonders in den jüngeren Teilen der Wurzelspitze. Lückenlos berühren die Zellen einander. Sehr häufig machen an solchen Präparaten diejenigen Zellen eine Ausnahme, welche mächtige fibrillär zusammengesetzte, axial verlaufende Plasmastränge besitzen. Das Protoplasma dieser Zellen ist geschrumpft, jedoch beweisen die konkav ausgehöhlten Querwände, daß die Ursache dieser Schrumpfung in den Plasmasträngen selbst liegt. Diese ziehen sich nämlich bei der Präparation viel mächtiger zusammen als das übrige Protoplasma und verursachen dann Schrumpfungen, wie sie

Digitized by Google

in der Textfigur 8 dargestellt sind. Für gewöhnlich schrumpfen am meisten diejenigen Teile des Protoplasten, welche große Vakuolen enthalten, also plasmaarm sind. Die fibrillären Plasmastränge sind jedoch solid, plasmareich und schrumpfen mehr als die übrigen Teile des Protoplasten. Daher scheint der Schluß berechtigt zu sein, daß die fibrillären Plasmastränge in ihrer Zusammensetzung von dem übrigen Plasma abweichen, mögen die thatsächlichen Unterschiede physikalisch oder chemisch sein.

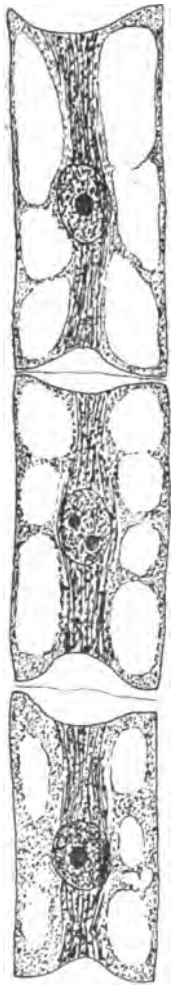


Fig. 8. Aus der centralen Zellreihe des Pleroms von Allium cepa. Die Fibrillenbündel sind stark geschrumpft.

Die Fibrillen verlaufen in den Plerom-zellen longitudinal von einer Querwand zur anderen, zwar nicht ganz gerade, jedoch läßt sich immer diese Hauptrichtung ziemlich leicht feststellen. In jüngeren Zellen bilden die Fibrillen oft verschiedenartig gewundene Schlingen und Windungen (Fig. 20, Taf. II), in älteren richten sie sich jedoch mehr gerade und sind nur schwach wellenförmig gekrümmt. In den jüngeren Zellen sind sie auch in ein fast ganz normal aussehendes Plasma eingebettet (Fig. 20, Taf. II). Hingegen ist das Plasma, welches die Fibrillen in älteren Zellen umgiebt, dichter und enthält zahlreiche Körnchen, wodurch eben die früher beschriebenen und schon bei relativ schwachen Vergrößerungen sichtbaren Plasmastränge entstehen.

Digitized by Google

Es ist nicht zu bezweifeln, daß nahe am Vegetationspunkt die Fibrillen ganz neu entstehen müssen, denn in den Zellen des Vegetationspunktes selbst konnte ich bisher keine nachweisen. In den jüngsten Zellen bilden dann die Fibrillen noch keine deutlich longitudinal verlaufenden Stränge, vielmehr lassen sich an den Fibrillen verschiedenartige Schlingen und Windungen feststellen; dieselben sind viel länger als die Zellen; die Fibrillen wachsen also schneller als die Zellen. Hingegen werden sie bald gewissermaßen aufgespannt, so daß sie nahezu gerade — nur relativ schwach gekrümmt — durch die Zelle verlaufen. Die früheren Schlingen sind verschwunden. Doch würde sicher auch ihre völlige Geradestreckung nicht ausreichen, um thatsächlich die ganze Zelle in continuo durchlaufen zu können, daher wohl auch in den älteren Zellen ein aktives Längenwachsthum der Fibrillen vor sich geht.

An dickeren Schnitten (8—10 μ), die nach Heidenhain's Methode gefärbt wurden, und wo die Stränge nicht oder nicht vollständig durch den Schnitt in ihrer Kontinuität unterbrochen wurden, läßt sich öfters für einzelne Fibrillen nachweisen, daß sie von einer Querwand bis zur anderen ununterbrochen verlaufen. Es ist selbstverständlich, daß man es für alle Fibrillen nicht nachweisen kann, daß es jedoch danach höchst wahrscheinlich ist, daß die Fibrillen im Plasma nicht frei endigen, vielmehr immer eine Wand mit der anderen verbinden. Sie gehen auch am Kerne ununterbrochen vorbei, obzwar sich einige seiner Membran dicht anlegen können. Die Kerne werden dadurch nicht deformiert. Ich konnte bei Allium in den longitudinal verlaufenden Strängen nie eine Verzweigung oder Dichotomierung der Fibrillen beobachten (Fig. 2, Taf. I).

Wie verhalten sich die fibrillären Stränge an den Quer-

Digitized by Google

wänden? Der plasmatische Strang, in welchen die Fibrillen eingebettet sind, verbreitet sich ein wenig bei der Querwand; das Plasma ist in dieser Verbreitung oft noch dichter und intensiver tingierbar. Die früher ziemlich dicht bei einander und ziemlich parallel verlaufenden Fibrillen divergieren hier und lassen sich an geeigneten Präparaten bis direkt zur äußeren Plasmahaut verfolgen (Fig. 21, Taf. II). Es ist ganz sicher zu konstatieren, daß die Scheide, welche die Fibrillen umhüllt, direkt in die äußere Plasmahaut übergeht, doch ist sie zuweilen eben vor diesem Uebergange sehr dünn. Ob die Fibrille selbst durch ein Plasmahäutchen quer verschlossen ist, gelang mir nicht sicher festzustellen.

Die plasmatischen Stränge korrespondieren an den Querwänden in den benachbarten Zellen. Es ist wichtig, daß sich dasselbe auch für die einzelnen Fibrillen konstatieren läßt. An Präparaten, wo der plasmatische Inhalt nicht bei der Fixation und den weiteren Prozessen geschrumpft ist, ist es an zahlreichen Fibrillen zu sehen, daß die Stellen, wo dieselben an die Querwand treten, in den benachbarten Zellen genau korrespondieren (Fig- 2, Taf. 1). Jedoch laufen manche Fibrillen dicht an der Querwand paralell mit derselben, ehe sie thatsächlich endigen, und dann scheint es, daß ihnen an der Stelle, wo sie zur Wand antreten, in der zweiten Zelle keine Fibrille entspricht. Bei der Kleinheit dieser Objekte, und weil durch Schrumpfung die ursprünglichen Verhältnisse oft verändert werden können, läßt sich nicht für alle Fibrillen eine genaue Korrespondenz nachweisen, doch halte ich eine solche für höchst wahrscheinlich. Eine direkte Kontinuität der Fibrillen sah ich bisher bei Allium nicht. Dieselbe, auch wenn sie in vivo vorhanden wäre, ist an solchen Präparaten, die meiner

Digitized by Google

Untersuchung zu Grunde lagen, überhaupt nicht zu erwarten.

Die Plasmastränge, welche von den Fibrillen und ihren Hüllen gebildet werden, will ich einfach Fibrillenbündel nennen. In den großen Pleromzellen lassen sie sich bis in die Partien verfolgen, wo es überhaupt keine meristematischen Zellen mehr giebt, etwa in einer Entfernung von 4, 5, höchstens 6 mm vom Vegetationspunkt. In den weiteren Zellen habe ich keine Spur mehr von diesen Fibrillen gefunden. Wie die Fibrillen verschwinden, gelang mir nicht festzustellen. Ich habe von ihnen keine Ueberreste gefunden, auch nicht solche Pseudonukleolen, wie sie z. B. durch niedrige Temperaturen hervorgerufen werden können; es ist daher wahrscheinlich, daß sich die Fibrillen einfach auflösen, wie man dies durch Einwirkung relativ hoher Temperaturen erzielen kann. Ebenso verschwinden in den älteren Teilen der Wurzelspitze die Fibrillen in den Periblemzellen, auch im Hypoderm und Dermatogen. Derjenige Teil der Wurzelspitze, wo die Fibrillen verschwinden, fällt ungefähr dicht vor die Zone des intensivsten Längenwachstums derselben. Ich bemerke jedoch, daß diese Angaben über die Verteilung der Fibrillen nicht als definitiv betrachtet werden können, da es mir nicht gelungen ist, dieselben specifisch und auffallender zu tingieren. Bei der Kleinheit des Objektes macht es daher große Schwierigkeiten, die topographischen Verhältnisse sicherzustellen. Das wird nun noch erschwert, wenn die Fibrillen nicht in Bündeln, sondern einzeln verlaufen. Wenn sie dabei nicht gerade, sondern verschiedenartig gekrümmt sind, ist es oft ganz unmöglich, die richtigen Verhältnisse zu erkennen.

Das gilt z. B. für das Dermatogen. In den jüngeren Teilen der Wurzelspitze (bis etwa 0,8 mm vom Vegetations-

Digitized by Google

punkt) lassen sich kaum längsverlaufende Fibrillenbündel im Dermatogen auffinden. Weiter werden sie ganz deutlich, obzwar das Fibrillenbündel ungewöhnlich breit und dünn ist. Und dennoch kommen auch in den jüngeren Dermatogenzellen Fibrillen vor. Dieselben verlaufen jedoch meist von der äußeren Wand zur inneren (periklinalen) und korrespondieren hier mit ähnlich verlaufenden Fibrillen des Hypoderms. Diese Fibrillen sind zu wenigen vorhanden und bilden keine Bündel (Fig. 30, Taf. II), daher sie sehr schwer zu finden sind. Die meisten, jedoch nicht alle, treten mit den Kernen in Berührung. Sie beginnen an der äußeren Plasmahaut, auch zu zweien an derselben Stelle, verlaufen unregelmäßig gekrümmt zur inneren pleriklinalen Wand und legen sich hier der Plasmahaut wieder an. Da die Zellen sehr schmal und plattgedrückt sind, ist es natürlich, daß die Fibrillen meist oberhalb und unterhalb des Kernes verlaufen. Immer läßt sich an ihnen eine kyanophile Scheide und eine erythrophile homogene innere Substanz feststellen. Auch habe ich oft an ihnen im Dermatogen bemerkt, daß sie plattgedrückt sind, ja sogar lamellenartig gestaltet.

Auch in den jüngeren Hypodermzellen verlaufen die Fibrillen nur annähernd radial, in den älteren Teilen nehmen sie eine longitudinale Richtung ein. Und auch in den jüngsten Zellen der äußeren Periblemschichten findet man korrespondierende, annähernd radial verlaufende Fibrillen. Hingegen sind hier die längs verlaufenden Fibrillenbündel noch überhaupt nicht oder schwächer entwickelt als in den älteren Teilen der Wurzelspitze.

Am besten lassen sich diese isoliert, verlaufenden Fibrillen an Querschnitten untersuchen. Die Schnitte müssen sehr dünn sein (am besten 2—4 μ). Dabei lassen sich mit

Digitized by Google

großem Vorteil Präparate benutzen, die stark gefärbt, fast überfärbt sind. Meine Präparate, die ich in dieser Beziehung benutzte, wurden aus Objekten gewonnen, die mit Chromessigsäure oder mit der Flemming'schen Flüssigkeit fixiert, als Schnitte mit Gentianaviolett stark gefärbt, sodann mit Orange-g behandelt und in Nelkenöl differenziert wurden. Eine Vorbeizung mit Tannin (5proz. wässerige Lösung), die $^1/_2$ bis 1 Stunde andauert, hat oft eine sehr intensive Cytoplasmafärbung zur Folge, was für unseren Zweck vorteilhaft ist. Ohne Tanninbeizung nimmt jedoch das Plasma feinere Töne an. Es ist dann grauviolett und die Fibrillen sind rein rotgelblich gefärbt, von einer rein violetten Scheide umgeben.

Es ist merkwürdig, daß die nicht longitudinal (wenigstens annähernd) in der Wurzelspitze verlaufenden Fibrillen nie eigentliche Fibrillenbündel bilden, sondern isoliert, meist unregelmäßig gekrümmt verlaufen. Sie schienen mir auch etwas dicker zu sein als diejenigen, welche in den Fibrillenbündeln verlaufen. Die Korrespondenz solcher Fibrillen in den benachbarten Zellen läßt sich an Präparaten, die nicht geschrumpftes Cytoplasma aufweisen, mit einer ungemeinen Deutlichkeit feststellen. Als ich vor einigen Jahren zum erstenmal diese annähernd radial verlaufenden Fibrillen an dünnen Querschnitten gesehen habe, erweckte es in mir den Gedanken, daß es sich vielleicht um ein parasitisches Mycelium handelt, das die Wurzelspitze durchwuchert und aus einer Zelle in die andere wächst. Natürlich ließ ich diesen Gedanken bald fallen. Dabei schien es mir sehr wahrscheinlich zu sein, daß die erythrophile Fibrillensubstanz ohne Unterbrechung aus einer Zelle in die andere verläuft; doch sind die Zellwände so dünn, daß sich dies nicht sicher feststellen läßt. Immerhin konnte

Digitized by Google

ich beobachten, daß diese Fibrillen an der Zellwand nicht mit einer queren plasmatischen Hautschicht verschlossen sind, oder daß dieses quere Häutchen ungemein dünn sein müßte. Die Fibrillen haben oft eine auffallende Aehnlichkeit mit den von Zimmermann beschriebenen Nematoplasten und vielleicht handelt es sich thatsächlich um homooge Gebilde. Lagerheims Vibrioiden scheinen mir mit unseren Fibrillen nichts gemeinsam zu haben.

Wenn man die Verteilung und den Verlauf der Fibrillen in der Wurzelspitze auf Grund von Quer- und Längsschnitten kombiniert, so kommt man zu dem Resultate, daß die meisten Fibrillen überhaupt longitudinal verlaufen. Zu denselben gesellen sich in den jüngsten Teilen der Wurzelspitze auch radial verlaufende Fibrillen. Dieselben biegen jedoch allmählich nach oben um. Die Fibrillen lassen sich fast bis in die Zone des stärksten Längenwachstums der Wurzelspitze verfolgen. Da sie wahrscheinlich selten im Cytoplasma blind endigen, vielmehr meist von einer Wand zur anderen verlaufen und an die äußere Plasmahaut sich anknüpfen, wobei die Fibrillen in den benachbarten Zellen (wenigstens scheitelwärts) korrespondieren, bilden die Fibrillen ein gesetzmäßig zusammengeknüpftes System, welches ich als Fibrillensystem bezeichnen will.

Ob die Fibrillen, die höchst wahrscheinlich in einer Zelle von einer äußeren Plasmahaut zur anderen verlaufen, thatsächlich zusammenhängen oder ob sie durch die Zellwände getrennt werden, konnte ich nicht sicher entscheiden. Bei den in annähernd radialer Richtung verlaufenden Fibrillen ist eine wirkliche Kontinuität wahrscheinlich, bei den in Bündeln longitudinal verlaufenden Fibrillen scheint mir bloß ein durch die dünnen Zellwände unterbrochener Kontakt zu bestehen. Immerhin ist die ganz sicher zu

Digitized by Google

beobachtende Korrespondenz der isoliert verlaufenden Fibrillen sowie auch der Fibrillenbündel eine so auffallende Thatsache, daß ein gewisser Zusammenhang und ein Zusammenwirken des ganzen Fibrillensystems kaum geleugnet werden kann.

Es ist eine besonders interessante Frage, wie die Fibrillen in den Zellen der älteren Teile der Wurzelspitze endigen. So weit ich sie hier verfolgen konnte, reichten die Fibrillenbündel immer von einer Querwand zur anderen. Wenn wirklich in den weiteren, noch älteren Zellen keine Fibrillen bestehen, so müßte das Fibrillenbündel an der basalwärts schauenden Querwand ohne Korrespondenz in der älteren Zelle endigen. Basalwärts wären also die Fibrillenbündel in den älteren Teilen der Wurzelspitze ohne Korrespondenz. Es ist natürlich auch möglich, daß in solchen Zellen die Fibrillen nicht bis zur basiskopen Querwand reichen, sondern blind im Cytoplasma dieser Zellen endigen. Daß eine derartige blinde Endigung wenigstens durch einen gewissen äusseren Eingriff erzielt werden kann, werden wir bei Besprechung der Einwirkung des Wundreizes auf die Fibrillen zu beweisen Gelegenheit haben.

In Einzelheiten kann der Verlauf der Fibrillen und Fibrillenbündel in den Wurzelspitzen derselben Pflanzenart ja auch desselben Individuums verschieden sein. Im Ganzen trifft jedoch die soeben gegebene Schilderung zu. Wird man jemals eine spezifische Tinktion der Fibrillen oder ihrer Scheiden auffinden, wird man natürlich ein viel besseres Bild des Fibrillensystems entwerfen können.

Digitized by Google

VI. Das Fibrillensystem in der Wurzelspitze anderer Pflanzen und in der Plumula von Panicum.

Da ich mit Allium die meisten Versuche ausgeführt habe, habe ich auch für dasselbe das Fibrillensystem ziemlich eingehend beschrieben. Doch ist dasselbe nicht auf diese Pflanzenart beschränkt. Vielmehr fand ich es bisher bei fast allen Gefäßpflanzen, die ich eingehender in dieser Beziehung untersucht habe und ich will daher meine diesbezüglichen Erfahrungen hier kurz mitteilen. Es muß jedoch von vornherein bemerkt werden, daß Allium cepa immer noch das günstigste Objekt zur Auffindung und Beobachtung der Fibrillen vorstellt und wenn manche Details hier schon an der Grenze des Sichtbaren liegen, so kann es nicht wundern, wenn man bei manchen anderen Pflanzenarten zwar Plasmastränge findet, welche höchstwahrscheinlich als Fibrillenbündel zu deuten sind, obzwar man Fibrillen in denselben mit voller Sicherheit nicht erkennen kann. Ich will auch diese Plasmastränge, in welchen es mir nicht gelang sicher Fibrillen zu sehen, hier beschreiben, da andere Verhältnisse es höchst wahrscheinlich machen, daß man es hier mit Fibrillenbündeln zu thun hat.

Das eben Gesagte gilt z. B. sofort für Equisetum. Ich habe bisher nur Wurzelspitzen von E. arvense untersuchen können. Hier giebt es im Plerom eine zentrale, aus großen früh die Teilungsfähigkeit einbüßenden und stark in die Länge wachsenden Zellen zusammengesetzte Reihe, in der man eigentümliche auffallende Plasmastränge beobachtet, die genau in den benachbarten Zellen an den Querwänden korrespondieren und ein wenig intensiver sich färben als das normale Cytoplasma. Auffallend ist die

Digitized by Google

Form dieser Plasmastränge (Fig. 1, Taf. I); auf medianen Längsschnitten sieht man von den Kernen in jede Ecke der Zelle einen mächtigen Strang verlaufen, so daß der Kern an vier solchen Strängen gewissermaßen wie aufgehängt erscheint. In der That bilden diese Stränge zwei hohle, zu beiden Polen des Kernes liegende Gebilde, die eine trichterartige Form haben und von den Querwänden beiderseits zu dem Kerne ziehen und denselben umgeben. Daß die Stränge eigentlich trichterförmige, hohle Gebilde vorstellen, läßt sich gut an Querschnitten feststellen, wo man dieselben als Ringe sieht, die gegen den Kern hin immer kleiner werden.

Es ist daher nicht unmöglich, daß die ellipsoiden Kerne ihre Form passiv durch die Einwirkung der Plasmastränge verändert haben. Die Kerne zeigen gewissermaßen Zwangsformen. Doch kann ich nicht behaupten, daß die hie und da sichtbaren Kernfortsätze (Fig. 1x, Taf. I) Ursache der Zwangsform sind, wie es z. B. für Hyacinthus Miehe bewiesen hat, sondern eher daß die plasmatischen Stränge dem Kerne eine bestimmte Form aufnötigen. Denn es lassen sich auch deformierte Kerne, jedoch ohne irgend welche Fortsätze auffinden, wo sicher nur dem Plasmastrang bei der Formveränderung des Kernes eine Funktion zukommen könnte.

Jedoch kommen in älteren Zellen (etwa 0,8 mm von der Terminalzelle begonnen), welche relativ sehr lang sind, schon Stränge vor, welche auf eine ziemlich lange Strecke an den beiden Polen des Zellkernes schon solid sind, dieser Teil wird immer länger und der hohle trichterförmige kürzer, unscheinbarer. Er läßt sich jedoch immer bei der Querwand finden. Es entstehen so Stränge, welche in dem weit größten Teile ihrer Länge solid sind und

Digitized by Google

den zentral in der Zelle gelegenen Kern in sich aufnehmen. Derartige Stränge kommen besonders in den mehr peripher liegenden langen und schmalen Zellen des Pleroms vor (Fig. 13, Taf. I) und zwar sowohl in denjenigen, welche später dem Phloëm, als jenen, die dem Xylem angehören.

Die Plasmastränge treten bis zur Querwand und legen sich derselben zu beiden Seiten an ihrer Peripherie an. Im Prinzip hat man hier also dieselben Verhältnisse, wie wir sie bei Allium gefunden haben. Trotz grossen Bemühens habe ich nur hier und da in diesen Plasmasträngen eine fibrilläre Struktur erkannt. Ich habe Präparate untersucht, die mit Flemmingscher Flüssigkeit oder Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiert und dann verschiedenartig gefärbt wurden. Trotzdem ich bisher nicht mit voller Sicherheit eine ebensolche fibrilläre Struktur in diesen Strängen entdecken konnte, wie bei Allium, halte ich dieselben doch für den Fibrillenbündeln ähnliche Gebilde und zwar einerseits wegen ihrer intensiven Tingirbarkeit und schließlich weil es mir dennoch gelungen ist hie und da in den Strängen eine Struktur zu beobachten, die als fibrilläre bezeichnet werden kann.

Von Farnen habe ich Wurzelspitzen von Woodwardia radicans, Aspidium decussatum, Ceratopteris thalictroides und Azolla caroliniana untersucht. In den Wurzelspitzen von Ceratopteris und Azolla habe ich bisher umsonst nach Fibrillenbündeln oder korrespondierenden intensiv tingierbaren Plasmasträngen gesucht. Hingegen habe ich bei Woodwardia und Aspidium ganz merkwürdige und eigentümliche Gebilde in gewissen Pleromzellen gefunden, die sich später als Fibrillenbündel erwiesen haben.

Im Plerom der Wurzelspitzen von Woodwardia

Digitized by Google

und Aspidium, das sich allerdings anders entwickelt als bei den Phanerogamen, bilden sich ziemlich früh einige central gelegene Reihen von großen Zellen aus, die, nachdem sie von den Segmenten der Terminalzelle durch eine perikline Wand abgetrennt wurden, sich überhaupt nicht mehr teilen und demnach eine bedeutende Verlängerung zeigen, die mit dem Längenwachstum des ganzen übrigen, aus dem Segment hervorgegangenen Zellenkomplexes Schritt halten muß. Andere ebenfalls in der Mitte des Pleroms liegende Zellen verlängern sich zwar auch bedeutend, jedoch nicht so wie die eben geschilderten [1]). Alle diese Zellen enthalten Fibrillenbündel. Ich habe dieselben auch zuweilen in den innersten Periblemreihen gefunden, hier jedoch nicht konstant. Hingegen sind sie im Plerom so auffallend, daß man dieselben nicht übersehen kann.

In der Wurzelspitze von Aspidium decussatum bilden die großen Zellen kontinuierliche, bis zur Terminalzelle oder zu den jüngsten Segmenten verlaufende Reihen. Die Wände, welche die einzelnen Zellen trennen, stehen in den jüngsten Teilen senkrecht auf den Längswänden, später werden sie bedeutend schief. Schon in den jüngsten Zellen dieser Reihe sind in der Längsrichtung dichte Plasmastränge entwickelt, die in den älteren Zellen immer schärfer hervortreten und als stark lichtbrechende, glänzende und äußerst distinkte Stränge durch die ganze Zelle verlaufen, wogegen sie in den jüngsten Zellen nicht ganz scharf konturiert sind. Eine solche Zellreihe mit den Plasmasträngen ist in Fig. 4 Taf. I dargestellt.

1) Rosen, F., Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 7. Die erwähnten Zellreihen wurden meist zu den verholzten Elementen des Xylems.

Digitized by Google

Immer treten die Plasmastränge mit dem Kerne in Berührung. In den jüngsten Zellen umgiebt der Strang den Kern an seiner ganzen Oberfläche, in den älteren jedoch nur teilweise. Da teilt sich gewöhnlich der Strang vor und hinter dem Kerne in mehrere Aeste (Fig. 5, Taf. I), die an dem Kern herumziehen. Es ist interessant, daß in den älteren Zellen diese Stränge immer in einer von dem Kerne gebildeten Furche verlaufen, so daß sie fast vollständig von demselben umgeben werden. Wie sich dieses Verhältnis am Querschnitt zeigt, ist schematisch in den Fig. 45, 46, (Taf. III) dargestellt.

Die Stränge verlaufen nicht vollständig gerade durch die Zelle, vielmehr sind sie mehr oder weniger geschlängelt (Fig. 5, Taf, I) und werden allmählich mit der Entfernung vom Kerne gegen die Querwände schwächer. An den Querwänden teilen sie sich einseitig pinselförmig in zahlreiche feine Fäserchen, welche meist bis an die Hautschicht verlaufen (Fig. 37, Taf, III) und es läßt sich öfters ein Korrespondieren der beiderseits zu der Wand herantretenden Fäserchen feststellen.

Bei Anwendung einer starken Vergrößerung erscheint der Strang längsgestreift. Er ist nämlich aus zahlreichen Fibrillen zusammengesetzt, welche in einer dichten, homogenen und stark lichtbrechenden Substanz eingeschlossen sind. Sie verlaufen hier in den Strängen meist genau parallel, sind homogen, und ihre Zahl nimmt mit der Entfernung vom Kerne ab. Es scheint mir, daß sich allmählich einzelne Fibrillen von dem Hauptstrang trennen und derselbe darum immer dünner wird. An den Querwänden, die, wie schon gesagt wurde, schief zur Zellenachse orientiert sind, teilen sich dann die Stränge in einzelne Primitivfibrillen (Fig. 4, 5, 37, Taf. I, III). Die Stränge können eine relativ bedeutende

Digitized by Google

Länge erreichen. Ich habe z. B. einen Strang in seiner ganzen Länge ununterbrochen verfolgen können, der von einer Querwand zum Kerne 0,54 mm, von da bis zur zweiten Wand 0,88 mm gemessen hat, folglich 1,42 mm lang war.

Es läßt sich nicht zweifeln, daß man es in den eben beschriebenen Strängen mit Fibrillenbündeln zu thun hat, welche den für Allium beschriebenen homolog sind. Das konstante Vorkommen der Stränge bei Aspidium decussatum, ihre scharfe Abgrenzung, sowie die gesetzmäßigen Beziehungen zum Zellkerne lassen mich nicht daran zweifeln, daß in den Fibrillenbündeln nicht zufällige und bedeutungslose Gebilde vorliegen, obzwar alle diese topographischen Beobachtungen noch nicht den Schluß zulassen, welche Funktion denselben zukommt. Aehnlich sind die Fibrillenbündel in der Wurzelspitze von Woodwardia radicans gestaltet. Hier enthalten jedoch fast alle sich verlängernden Zellen im Plerom Fibrillenbündel. In den kleineren Zellen sind die Kerne gewöhnlich ellipsoid und von ihren Polen geht je ein dünner Faden aus, welcher durch die Zelle in der Längsrichtung bis zur Querwand verläuft. Dieser Faden ist aus 4—6 Primitivfibrillen zusammengesetzt. In den Parenchymzellen des Pleroms lassen sich jedoch noch dünnere Fibrillenbündel beobachten. In den großen centralen Zellreihen sind hingegen die Fibrillenbündel ebenso mächtig entwickelt wie bei Aspidium decussatum. Dieselben stehen immer mit dem Kerne in Verbindung. In den jüngsten Zellen lassen sich hier die Bündel nicht ganz sicher als aus Fibrillen zusammengesetzt nachweisen, hingegen sind die Primitivfibrillen in den älteren Zellen ganz sicher zu unterscheiden. Die Bündel können sich in den jüngeren Zellen in mehrere ziemlich starke

Digitized by Google

Aeste teilen, in den älteren haben sie jedoch dieselbe Form wie bei Aspidium. Immer liegen die Fibrillenbündel in einem dichten körnigen Protoplasma. Die Körner tingieren sich bei Hämatoxylinfärbung nach Heidenhain's Methode intensiv schwarz und verdecken so oft das eigentliche Bündel.

Es muß hier noch nachdrücklich bemerkt werden, daß die Fibrillenbündel nicht Fortsätze des Kernes selbst sind, wie das beim ersten Anblick scheinen könnte. Dieselben sind cytoplasmatische Gebilde und berühren den Kern, ohne mit ihm zusammenzufließen.

In der Wurzelspitze von Ceratopteris und Azolla giebt es keine Fibrillenbündel, wenigstens nicht an meinen Präparaten. Die Objekte wurden da zufällig bloß mit Pikrin-Eisessigschwefelsäure fixiert und es ist daher nicht ausgeschlossen, daß dieselben an anders fixierten Objekten dennoch zu sehen wären. Im Plerom der Wurzelspitze von Ceratopteris giebt es ebenfalls bedeutend sich verlängernde Zellen und ich fand in denselben eine besondere axil gelegene Substanz; dieselbe bildet hier jedoch keine kontinuierlichen Stränge. Es ist wahrscheinlich, daß diese Substanz umgewandelte Fibrillenbündel vorstellt, welche Umwandlung vielleicht bei der Fixierung vor sich gegangen ist.

Von den phanerogamen Pflanzen untersuchte ich Wurzelspitzen zahlreicher Arten und fand thatsächlich bei den meisten deutliche Fibrillenbündel oder wenigstens Plasmastränge, welche mit den als Fibrillenbündel erkennbaren Strängen manches Gemeinsame haben. Keine Spur von Fibrillenbündeln fand ich bloß in der Wurzelspitze von Ceratozamia robusta. Die Präparate waren jedoch nur mit Parakarmin durchgefärbt und es wäre möglich, daß

Digitized by Google

nach Anwendung geeigneter Tinktion sich auch hier Fibrillenbündel erkennen ließen.

Bei den übrigen Pflanzen lassen sich die Fibrillenbündel nach ihrer Form in mehrere Gruppen vereinigen. So findet man bei einigen monokotylen Pflanzen Fibrillenbündel, welche eine deutliche Aehnlichkeit mit denen von Aspidium und Woodwardia aufweisen, andere, die ähnlich wie bei Allium beschaffen sind. Die dikotylen Pflanzen zeigen ebenfalls einen mehr oder weniger gemeinsamen Typus, zu dem sich unter den Monokotyledonen zugehörige Beispiele antreffen lassen.

1) Zanichellia palustris. In den Wurzelspitzen dieser Pflanze fand ich Plasmastränge, welche wohl Fibrillenbündel vorstellen, bloß im Plerom und zwar in Reihen langgestreckter Zellen, die sich kontinuierlich noch einige mm hinter den meristematischen Teil der Wurzelspitze verfolgen lassen. Das Plasma dieser Zellen ist großvakuolig, im Centrum der Zelle liegt der Kern (Fig. 3 Taf. I). In der Längsrichtung geht durch die ganze Zelle ein plasmatischer, dichter und intensiver tingierbarer Strang, der ziemlich scharf von dem übrigen Plasma sich abhebt, hie und da eine schwache Krümmung aufweist und vor den Querwänden sich in mehrere Aeste teilt. Der Kern dieser langen Zellen zeigt eine rinnenförmige Vertiefung, in welcher der Strang verläuft. Die Rinne ist ziemlich tief, so daß öfters der Strang vollständig von der Kernsubstanz umgeben ist. In dem Strang läßt sich eine Längsstreifung sehen, so daß es keinem Zweifel unterliegen kann, daß er ein Fibrillenbündel vorstellt. Vergleicht man die Figuren 3 und 5 (Taf. I), so sehen wir sofort eine auffallende Aehnlichkeit zwischen dem Fibrillenbündel von Zanichellia und Aspidium. Ich

Digitized by Google

meine, daß sich daraus auch auf eine ähnliche physiologische Bedeutung schließen läßt.

2) Trianea bogotensis. In den Wurzelspitzen dieser Pflanze lassen sich im Plerom bis in eine Entfernung von 10—15 mm vom Vegetationspunkt Reihen von großen, langgestreckten Zellen beobachten, die durch schief gestellte Querwände von einander getrennt sind und einen großen Kern mit bandförmig angeordnetem Chromatin aufweisen. Durch die Zellen zieht ein dichter, intensiv tingierbarer Plasmastrang, der sich an die Querwände anlegt, wobei er sich öfters in mehrere Aeste teilt (Fig. 24, 25, Taf. II). In den benachbarten Zellen korrespondieren diese Aeste. Immer sieht man bei Trianea den Plasmastrang sich dicht an den Kern anlegen und nicht selten war an dieser Stelle der Kern eingebuchtet oder rinnenförmig ausgehöhlt.

Bei starken Vergrößerungen erwies sich der Plasmastrang als aus zahlreichen, homogenen Fibrillen zusammengesetzt. Dieselben verlaufen meist gerade und parallel, hie und da sind einige wellenförmig geschlängelt. Sie sind in einem körnigen, dichten Plasma eingebettet (Fig. 26, 31, Taf. II).

In seiner Form sowie in der Beziehung zum Kerne zeigt das Fibrillenbündel bei Trianea eine nicht zu verkennbare Aehnlichkeit mit den analogen Bildungen bei Zanichellia, resp. bei den Farnen.

3) Iris germanica. Rhizome dieser Pflanze wurden in feuchten Sand angepflanzt und die reichlich erschienenen Adventivwurzeln untersucht. Das Fibrillensystem ist in derselben Form entwickelt wie in den Wurzelspitzen von Allium cepa. Die mächtigen Fibrillenbündel sind in den großen Zellreihen des Pleroms, die später dem Xylem an-

Digitized by Google

gehören, vorhanden, ganz deutliche Bündel findet man jedoch auch im Periblem und älteren Dermatogen.

4) Hyacinthus orientalis. Setzt man die Zwiebeln dieser Pflanze ans Wasser, so entstehen bald zahlreiche Wurzeln, in deren Spitzen das Fibrillensystem mächtig entwickelt ist. Ich habe an einem anderen Orte[1]) eine schematische Darstellung des Fibrillenverlaufes gegeben. Die Fibrillenbündel sind im Periblem relativ schwach entwickelt und fehlen vollständig in den die bekannten Krystallbündel führenden Zellen. Hingegen sind in Wurzelspitzen, welche in der Erde gewachsen sind, die Fibrillenbündel auf das Plerom beschränkt oder wenigstens im Periblem so schwach entwickelt, daß man sie da nicht sicher feststellen kann.

Die Fibrillenbündel zeigen nun im Plerom ein eigentümliches Verhalten. Sie bilden nämlich mehrere parallel durch die Zelle in der Längsrichtung verlaufende Stränge, die sich nur an den Querwänden

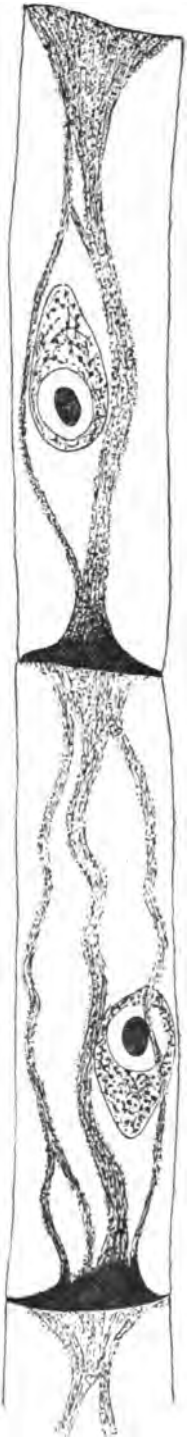


Fig. 9. Große Zellreihe aus dem Plerom einer geotropisch gereizten Wurzel von Hyacinthus orientalis. Es wurden nur die Fibrillenbündel und die Kerne gezeichnet.

1) Němec, B., Die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen, Biol. Centralblatt, Bd. 20, 1900.

Digitized by Google

in einem dichten Plasma vereinigen. Die einzelnen Stränge sind ziemlich scharf konturiert, von einer schwachen körnigen Plasmaschicht umgeben und zeigen in ihrem Inneren deutliche Fibrillen. In den jüngsten Teilen der Wurzelspitze berühren alle Stränge den Kern, in den älteren und längeren Zellen verlaufen jedoch manche Stränge vollständig frei, ohne den Kern zu berühren. Derartige Stränge giebt es in einer einzigen Zelle drei, vier bis sechs, selten nur zwei (Textfig. 9). Bei manchen dikotylen Pflanzen sind die Fibrillenbündel ebenfalls in mehrere Stränge geteilt, jedoch sind solche Stränge nur zwei, seltener drei in einer Zelle.

5) Panicum miliaceum. In der Wurzelspitze der Keimpflanzen, die ich von dieser Art untersucht habe, sind nur im Plerom große Zellreihen des künftigen Xylems durch Fibrillenbündel ausgezeichnet. Obzwar ihre Struktur schwierig zu erkennen war, ließ sich doch ein ähnlicher Bau bei ihnen feststellen, wie wir ihn für Allium beschrieben haben. Außerdem konnte ich bei den Keimpflanzen dieser Art auch in der Plumula, und zwar sowohl in der Coleoptile, als auch im Mesokotyl Fibrillen konstatieren. Hier habe ich dieselben in ganz jungen Keimpflanzen (Plumula 4—5 mm lang) im Grundparenchym des Mesokotyles als axil in den Zellen verlaufende Plasmastränge, die eine deutliche Längsstreifung zeigten, gefunden. Dieselben sind analog mit denen, welche man in der Wurzelspitze trifft, gebaut. Axil verlaufende Plasmastränge giebt es auch im Mesokotyl des trockenen nicht keimenden Embryos, bloß daß sich in denselben nicht deutlich eine Längsstreifung nachweisen läßt.

Besonders merkwürdig ist jedoch das Verhalten der Fibrillen in älteren Keimpflanzen, deren Plumula etwa 6 mm und mehr lang ist. Hier lassen sich sowohl in der Coleoptile als auch im Mesokotyl in den Epidermalzellen

Digitized by Google

mächtige Fibrillenbündel nachweisen, die annähernd parallel mit der Längsachse der Plumula verlaufen. Und zwar beginnen dieselben bei Pflanzen, deren Plumula 7 mm lang ist, etwa 1,5 mm unter der Spitze der Coleoptile und verlaufen bis nahe zur Insertion derselben. Nahe unter dieser Insertion beginnen wieder im Mesokotyl die Fibrillen, es läßt sich jedoch nicht bestimmen, wie weit sie hier in der Richtung zum Scutellum reichen.

Mächtiger sind die Fibrillen im Mesokotyl entwickelt. Die Epidermis wird hier von einer Schicht seitlich stark abgeplatteter, zusammengedrückter Zellen gebildet. (Fig. 10, Taf. I stellt einen Querschnitt durch eine solche Zelle vor.) Die Fibrillen verlaufen in zwei Bündeln, die sich an den Querwänden vereinigen. Ein Bündel verläuft an der äußeren, das zweite an der inneren Seite des Kernes. Fig. 34, Taf. II ist einem radialen Längsschnitt entnommen.

Die Fibrillenbündel sind nicht allzu auffallend, da sie in einem normalen Plasma verlaufen und nicht von größeren, um dieselben gruppierten Vakuolen distinkt gemacht werden. Am besten konnte ich dieselben an Präparaten sehen, die aus Objekten hergestellt waren, welche mit Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiert und mit Parakarmin durchgefärbt waren. Das Cytoplasma hatte da einen gelblichen Ton, welcher von Pikrinsäure herrührte, die Fibrillenscheiden waren rosarot, die Fibrillen selbst ungefärbt homogen.

Die Epidermis der Coleoptile wird ebenfalls von plattgedrückten Zellen gebildet, ihr Durchmesser ist jedoch in der radialen Richtung kleiner als im Mesokotyl. Die Fibrillenbündel teilen sich vor dem Kerne meist nicht und verlaufen gewöhnlich an der äußeren Seite der Kerne (Fig. 43, Taf. III).

Digitized by Google

6) Cucurbita. Ez wurden Wurzelspitzen von C. pepo und melopepo untersucht. Ich konnte bisher bloß im Plerom die Fibrillenbündel auffinden. In den großen Zellreihen haben dieselben hier in den jüngsten Teilen der Wurzelspitze eine große Aehnlichkeit mit denen von Allium. Sie bilden axial durch die Zellen verlaufende Stränge (Fig. 22, Taf. II), die regelmäßig den Kern berühren. An den Querwänden werden die Stränge breiter und korrespondieren beiderseits. Die Kerne erscheinen in den jüngsten Zellen fast rund, später bildet sich an ihnen dort, wo sie vom Fibrillenbündel berührt werden, eine Einbuchtung oder rinnenförmige Vertiefung (Fig. 27, Taf. II). Das gilt sowohl für Cucurbita melopepo als auch pepo (Fig. 22, 27, Taf. II). Die Bündel sind hier jedoch nicht so auffallend wie bei Allium, da sie nicht von einem besonderen körnigen Plasma umhüllt sind.

In älteren Zellen wird der Strang durch die heranwachsenden Vakuolen zur Wand gedrückt, wobei er sich öfters in mehrere Aeste teilt und vom Kern getrennt wird (Fig. 23, Taf. II). Immerhin ist er jedoch auch jetzt sichtbar, wenn man die Wand, zu welcher er angedrückt ist, von der Fläche betrachtet (Fig. 28, Taf. II).

Die Korrespondenz der Fibrillenbündel in den benachbarten Zellen ist ganz genau. Dies ist z. B. dann auffallend, wenn sich dasselbe vor der Querwand in zwei oder mehrere Aeste teilt und so zu der Wand tritt, wie das zuweilen bei Cucurbita pepo zu sehen ist. Da teilt sich auch in der benachbarten Zelle das Bündel in ähnlicher Weise, wodurch eine korrekte Korrespondenz ermöglicht wird (Fig. 38, Taf. III). In der Wurzelspitze von C. melopepo habe ich auch die merkwürdige Thatsache feststellen können, daß sich das Bündel auch an die Längswand anlegen kann, wo-

Digitized by Google

bei sich ein korrespondierendes Bündel auch in der benachbarten Zelle an die Längswand anlegt (Fig. 6, Taf. I). Bei Cucurbita pepo kommen im Plerom derartige Fälle ziemlich häufig vor.

Was die feinere Struktur der plasmatischen Stränge bei Cucurbita pepo und melopepo betrifft, so muß bemerkt werden, daß besonders C. pepo zur Untersuchung günstig ist. Hier sieht man besonders in der Nähe des Zellkernes die Fibrillen mit einer großen Bestimmtheit (Fig. 27, Taf. II). Dieselben sind von einer Scheide umgeben und verlaufen gewöhnlich geschlängelt und gekrümmt. Dünner und auch schwieriger zu sehen sind die Fibrillen bei C. melopepo. Ich verweise auf die Figuren 6 und 7 (Taf. I). Die Fibrillen sind in ihrem ganzen Verlaufe gleich dick, dagegen kann die Scheide verschieden stark entwickelt sein. Gewöhnlich ist das Fibrillenbündel nahe bei der Querwand sowohl bei C. pepo als auch melopepo von einem dichteren, intensiver tingierbaren Plasma umgeben. Die Korrespondenz der Fibrillen in den benachbarten Zellen läßt sich zuweilen ganz sicher feststellen. Die Fibrillen bilden keine Netze, auch nicht an den Kernen, und eine Verzweigung konnte ich bisher nicht mit Bestimmtheit nachweisen. In Fig. 6, Taf. I, ist bei *V* ein Fall dargestellt, wo es sich um eine Verzweigung vielleicht gehandelt hat. Sonst lassen sich diese Verhältnisse schwer richtig erkennen, da es sich um ungemein kleine Objekte handelt und bisher keine specifische Färbung der Fibrillen mir gelungen ist. Auch bei Cucurbita haben mir die deutlichsten Präparate diejenigen Objekte geliefert, welche als Schnitte mit Fuchsin S durchgefärbt und dann am Lichte differenziert wurden.

Digitized by Google

7) Andere Dikotyledonen. Wie ich schon hervorgehoben habe, lassen sich die Fibrillenbündel bei den meisten Dikotyledonen ziemlich schwierig in ihrem Verlauf und ihrer Struktur erkennen. Die Fibrillenbündel sind wenig scharf vom übrigen Plasma abgegrenzt, und da die Fibrillen nicht nahe bei einander verlaufen, werden sie unkenntlich. In anderen Fällen sind sie so dünn, daß es mit den mir zu Gebote stehenden optischen Hilfsmitteln nicht möglich war, sie überhaupt zu sehen. In dieser Beziehung lassen sich solche Plasmastränge mit denen vergleichen, die bei Equisetum vorkommen.

Ich werde hier die Verhältnisse schildern, welche ich in den Wurzelspitzen von Vicia faba, Pisum sativum, Roripa amphibia und Solanum tuberosum gefunden habe. In den Wurzelspitzen von Pisum sativum giebt es in den großen Pleromzellen intensiver tingierbare Plasmastränge, die jedoch nicht scharf vom übrigen Plasma getrennt sind. Sie korrespondieren zu beiden Seiten der Querwände (Fig. 39, Taf. III) und stehen mit dem Kerne in Berührung. An der Berührungsstelle zeigt der Kern in den älteren Zellen meist eine Einbuchtung (Fig. 35, Taf. II). Fibrillen lassen sich nur bei guter Beleuchtung und an dünnen Schnitten sehen. Ihre Scheiden sind sehr dünn und hier und da varikös angeschwollen (Fig. 40, Taf. III). Ganz ähnlich sind die Fibrillenbündel bei Vicia faba gestaltet. Da jedoch die Fibrillen von keinem intensiv tingierbaren Plasma umgeben sind und da sie ziemlich weit von einander verlaufen, macht es einige Schwierigkeiten dieselben zu erkennen.

Typisch für die meisten dikotylen Pflanzen sind die Fibrillenbündel in den Wurzelspitzen von Roripa amphibia gestaltet. Sie lassen sich hier bloß im Plerom feststellen

Digitized by Google

und bilden wenig auffallende Plasmastränge, welche in der Längsrichtung durch die Zellen verlaufen. Immer stehen sie mit den Kernen in Berührung (Fig. 42, 44, Taf. III). Entweder zieht durch die Zelle ein einziger Strang, oder er teilt sich hinter dem Kerne in mehrere Aeste (gewöhnlich sieht man am Längsschnitt nur zwei), oder es ziehen mehrere getrennte Stränge parallel durch die ganze Zelle (Fig. 41, Taf. III). Deutliche Fibrillen in diesen Strängen zu sehen, gelang mir bisher nicht, obzwar es nicht zu bezweifeln ist, daß man es hier mit thatsächlichen Fibrillenbündeln zu thun hat.

Es ist interessant, daß im Plerom der Wurzelspitzen von Canna indica ganz ähnlich geformte Plasmastränge, die wohl als Fibrillenbündel anzusehen sind, vorkommen, wie ich sie eben für Roripa beschrieben habe.

In der Wurzelspitze von Solanum tuberosum habe ich im Plerom öfters Plasmastränge beobachtet, die sich baumartig verzweigen (Fig. 12, Taf. I), weiter auch solche, die ähnlich wie bei Cucurbita durch die heranwachsenden Vakuolen in mehrere Aeste geteilt waren, welche sich jedoch an den Querwänden vereinigten (Fig. 36, Taf. III). Da der Kern hier ziemlich groß ist, so verbleiben sie auch jetzt noch mit demselben in Verbindung. Auch in diesen Strängen gelang es mir nicht, Fibrillen nachzuweisen.

Wenn man die Verhältnisse, in welchen die Fibrillen und Fibrillenbündel bei verschiedenen Pflanzen auftreten, vergleicht, so kommt man zu dem wichtigen Ergebnis, daß im letzten Prinzip fast überall eine Uebereinstimmung im Bau derselben zu erkennen ist. Wo die feinere Struktur der axial verlaufenden Plasmastränge zu sehen war, ließen sich homogene Fibrillen entdecken, die von besonderen Scheiden umgeben waren und meist auch in einem eigen-

Digitized by Google

artigen Plasma eingebettet erschienen. So kommen die Fibrillenbündel zustande, welche besonders auffallend bei einigen Formen entwickelt sind (Woodwardia, Aspidium). Hier sind sie so distinkt und scharf vom übrigen Plasma abgetrennt, daß da an der Selbständigkeit der Fibrillenbündel den übrigen Zellbestandteilen gegenüber nicht zu zweifeln ist. Bei manchen dikotylen Pflanzen sind jedoch die Fibrillenbündel sehr wenig distinkt ausgebildet und lassen sich kaum vom übrigen Cytoplasma unterscheiden. Man kann jedoch verschiedene Uebergänge zwischen den scharf abgegrenzten Fibrillenbündeln z. B. von Woodwardia und jenen von Vicia feststellen, so daß eine Gleichwertigkeit aller Fibrillenbündel, möge ihre Distinktheit größer oder kleiner sein, wohl nicht bezweifelt werden kann. Unter monokotylen Pflanzen zeigt z. B. Zanichellia manche Anklänge an die Farne (Woodwardia, Aspidium), Hyacinthus in der Selbständigkeit und scharfen Abgrenzung der Fibrillenbündel an Zanichellia, Allium in der Größe der Fibrillen an Hyacinthus, Canna einerseits an Allium, andererseits an den Typus der meisten Dikotyledonen (z. B. Roripa), Cucurbita in einigen Hinsichten an Allium u. s. w. Ein solcher Vergleich soll jedoch keinen anderen Zweck haben, als zu zeigen, daß die Fibrillenbündel, auch wenn sie äußerlich weit verschieden sind, durch Zwischenglieder verbunden werden können und höchst wahrscheinlich homologe Gebilde vorstellen. Weitere Untersuchungen, die sich auf noch mehrere Arten erstrecken werden, können allerdings noch ganz neue Formen der Fibrillenbündel zu Tage bringen, doch werden sie sich wahrscheinlich in die hier beschriebenen Typen einreihen lassen. Was die Plasmastränge betrifft, welche bei Equisetum vorkommen, ist es nicht unwahr-

Digitized by Google

scheinlich, daß dieselben eine noch nicht vollständig entwickelte Form der Fibrillenbündel vorstellen, also gewissermaßen als rudimentär aufzufassen sind. Nähere Einsicht in diese Verhältnisse wird jedoch erst das weitere Studium der verwandten Pflanzen gestatten.

Wichtig ist der Umstand, daß sich nicht bei allen untersuchten Arten die Fibrillenbündel in allen Zellen der betreffenden Organe, z. B. der Wurzelspitze, nachweisen lassen, ja daß dieselben gar oft auf das Plerom beschränkt sind. Es ist natürlich aus schon angeführten Gründen nicht möglich, die Abwesenheit der Fibrillen im Periblem, z. B. von Canna oder Roripa, zu behaupten, doch wenn auch die Fibrillen hier entwickelt wären, müßten sie ungewöhnlich spärlich und unscheinbar sein. Man hat hier also eine thatsächliche Specialisation in ein Gewebe, das mit Fibrillenbündeln ausgestattet ist, und in ein solches, das dieselben nicht besitzt. Den Anfang dazu trifft man schon bei einigen Rassen von Allium, wo die Fibrillenbündel im Periblem sehr unscheinbar sind, unter Umständen auch in den Wurzelspitzen von Hyacinthus. Für die Beurteilung der Funktion der Fibrillen ist dieser Umstand sehr wichtig.

VII. Einfluß äußerer Bedingungen auf die Fibrillen.

Die bisher mitgeteilten Thatsachen beziehen sich auf Wurzelspitzen, die ganz normal waren, bei einer Temperatur von 18—21° C (für Ceratopteris, Trianea, Aspidium decussatum bei 25—26° C) gewachsen sind und gewöhnlich in der ersten Hälfte der Wachstumsperiode sich befanden. Um nun zu erkennen, was für eine Bedeutung den Fibrillenbündeln zukommt, war es nötig, einige Versuche auszuführen, in welchen sich zeigen sollte,

Digitized by Google

in welcher Beziehung der Einfluß äußerer Bedingungen auf die Fibrillenbündel zum Einfluß auf verschiedene andere Lebenserscheinungen steht. So unverständlich auch auf den ersten Blick die Resultate erschienen, führten sie doch zu einer wahrscheinlich richtigen Erklärung der Funktion der Fibrillenbündel mit Hinsicht auf die Resultate, zu denen ich beim Studium der Fortpflanzung des Wundreizes gekommen bin.

Die wichtigsten Resultate haben Versuche über den Einfluß verschiedener Temperaturen und der Temperaturveränderungen ergeben. Dennoch will ich zunächst einige Thatsachen anführen, welche ebenfalls interessant sind und für die späteren Untersuchungen vielleicht wichtig sein werden. Es handelt sich um den Einfluß von Plasmolyse, Einfluß von Chloroform- und Benzindämpfen und von Aether.

Die Plasmolyse bringt die Fibrillenbündel zu einer auffallenden Veränderung. Sie werden z. B. bei Allium nach einer 10 Minuten andauernden Plasmolyse (mit 15-proz. Traubenzucker) gelatinös homogen; später werden sie zerrissen und zerfallen in mehrere unregelmäßig begrenzte und gestaltete Stücke, die allmählich ihre Tingierbarkeit einbüßen und nach einer länger andauerden Plasmolyse (135 Minuten) verschwinden können. Eine ähnliche Veränderung erfahren die Fibrillenbündel bei Vicia faba, wo aus denselben mehrere homogene Plasmaklumpen entstehen.

Chloroformdämpfe bringen ähnliche Erscheinungen hervor, wie die Plasmolyse. Da jedoch durch dieselben gewöhnlich einige Vakuolen zu einer übermäßigen und schnellen Vergrößerung gebracht werden, kommt es zu einem starken Zusammendrücken der aus dem Fibrillen-

Digitized by Google

bündel entstandenen Massen, deren weiteres Schicksal sich auch aus dem Grunde nicht gut verfolgen läßt, weil die Wurzelspitzen relativ früh absterben.

Den Einfluß von Benzindämpfen habe ich an den Wurzelspitzen von Vicia faba untersucht. In einen geschlossenen feuchten Raum wurde eine offene Schale mit Benzin gegeben und dann turgescente Keimpflanzen mit 3—5 cm langen Hauptwurzeln (Temperatur = 20° C). Die Wurzelspitzen wurden nach 15, 30, 45 und 60 Minuten mit Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiert. Schon nach 30 Minuten gab es in den großen Pleromzellen auffallende, homogene Plasmamassen, die durch Umwandlung der Fibrillenbündel entstanden sind. Dieselben sind unregelmäßig gestaltet, jedoch scharf begrenzt. Sie werden später kleiner, dichter und rundlicher Form, zumeist werden sie sodann in die Vakuolen ausgestoßen und hier aufgelöst [1]).

Mit Allium habe ich auch einige Versuche ausgeführt, um den Einfluß von Aether zu erkennen. In eine 1-proz. wässerige Lösung von Aether wurden üppig wachsende Wurzeln von Allium eingetaucht, einige nach 15 Minuten fixiert, andere durch einen quer geführten Schnitt verwundet und 10 Minuten nach der Verwundung fixiert. Die Fibrillenbündel zeigten nach einer 15 Minuten andauernden Aetherwirkung dieselbe Umwandlung, welche durch den Einfluß von Plasmolyse hervorgebracht wurde. Je schwächer ursprünglich das Bündel war, desto mehr war die Desorganisation vorgeschritten. Nur in den großen Zellreihen des Pleroms waren noch deutliche Fibrillen zu sehen. Die

1) Němec, B., Ueber die Ausgabe ungelöster Körperchen in hautumkleideten Zellen, Sitzber. d. Kgl. böhm. Ges. d. Wiss., 1899.

Digitized by Google

verwundeten Wurzelspitzen zeigten nur in einigen Plerom-reihen eine sekundäre Reaktion, dieselbe war z. B. in der centralen Zellreihe, welche noch normal strukturierte Fibrillenbündel zeigte, in drei, 0,7—0,9 mm von der Wundfläche entfernten Zellen ganz gut zu sehen. Sonst war bloß eine primäre, in zwei der Wundfläche direkt anliegenden Zellreihen entwickelte Reaktion zu beobachten.

Was den Einfluß der Temperatur betrifft, so muß man auch hier den Einfluß einer konstanten Temperatur und der Temperaturveränderung unterscheiden. Niedrige konstante Temperaturen (es wurden Temperaturen von 1 und 6° C untersucht) bewirken eine Umwandlung der Fibrillenbündel in eine homogene oder wenig granulierte Substanz, welche zunächst an der Stelle der ursprünglichen Bündel in der Form von unregelmäßigen, später meist kugeligen Körpern liegt. Diese Körper fließen dann gewöhnlich zusammen zu einem einzigen, großen, meist kugeligen Gebilde, das sich zum Kerne bewegt und in seiner Nähe, soweit meine Erfahrungen reichen, liegen bleibt (Fig. 32, 33, Taf. II). Ich habe oft diese Körper mit dem Kerne in einer innigen Berührung gesehen, und es schien sogar, daß dieselben in den Kern eindringen.

Bei der durch den Einfluß niedriger Temperatur hervorgebrachten Desorganisation der Fibrillenbündel läßt sich zunächst ein Zerfallen und Zerreißen der Fibrillenscheide beobachten. Es entstehen zunächst an derselben Varikositäten, später bilden sich größere Körnchen, die dann wahrscheinlich zusammenfließen und die erythrophilen Körperchen bilden. Im ersten Stadium haben die Fibrillenbündel ein rosenkranzförmiges Aussehen, da nicht gefärbte und gefärbte, ein wenig angeschwollene Partien oft ziemlich regelmäßig abwechseln. Später sieht man an Stelle der

Digitized by Google

Fibrillen in Reihen angeordnete Körnchen, die dann in größere Körperchen zusammenfließen. Auch diese bilden eine, an Stelle des ursprünglichen Fibrillenbündels liegende Reihe, meist geht dann dieselbe durch weiteres Zusammenfließen dieser Körperchen verloren. Schließlich entsteht ein großes, erythrophiles, meist kugelförmiges Gebilde, das in älteren Zellen, welche große Vakuolen besitzen, im wandständigen Plasma liegt und abgeplattet ist. In gewisser Beziehung läßt sich diese Degeneration der Fibrillen resp. Fibrillenbündel mit derjenigen vergleichen, welche Mönckenburg und Bethe[1]) für die Primitivfibrillen in den Nervenfasern einiger Wirbeltiere angeben. Es scheint mir jedoch noch vorzeitig zu sein, Einzelheiten zu vergleichen. Wichtig ist die Frage, woraus eigentlich die erythrophilen Körper entstehen, nämlich ob aus der homogenen Fibrillensubstanz oder aus der Scheide. Es scheint wahrscheinlich zu sein, daß es die Scheide ist, welche das Material zur Bildung der Körper giebt, da man direkt eine Umwandlung derselben in tröpfchenartige Körnchen beobachten kann, und da sich häufig noch an den großen Körpern eine Zusammensetzung aus zahlreichen winzigen Körnchen feststellen läßt, welche denselben ein granuläres Aussehen verleiht.

Nicht alle Fibrillen unterliegen der Degeneration zu gleicher Zeit. Man sieht oft schon ganz umgewandelte Fibrillen, und zwischen den erythrophilen Körperchen verlaufen noch spärliche, jedoch ganz normale Fibrillen. Es

---

1) Mönckenburg, G., u. Bethe, A., Die Degeneration der markhaltigen Nervenfasern der Wirbeltiere unter hauptsächlicher Berücksichtigung des Verhaltens der Primitivfibrillen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54, 1899.

Digitized by Google

ist ein starker äußerer Angriff nötig, um eine vollständige Degeneration aller Fibrillen hervorzurufen.

Die erythrophilen Körper entstehen an beliebigen Stellen des Fibrillenbündels (Fig. 32, Taf. II). Gewöhnlich bewegen sie sich jedoch dann zum Kerne und liegen, wie schon hervorgehoben wurde, oft dicht an denselben angepreßt. Auch dann, wenn der Kern traumatrop an einer Zellwand liegt, rückt der Körper zu ihm (Fig. 33, Taf. II). Es ist kaum wahrscheinlich, daß sich derselbe aktiv bewegt, obzwar amöboide Formen an den erythrophilen Gebilden nicht selten zu beobachten sind. Da diese Umwandlung der Fibrillenbündel für die Erklärung der Funktion des Fibrillensystems sehr wichtig ist, will ich einige Versuche eingehender beschreiben.

Wurzeln, welche aus 18° C in 1—2° C übertragen wurden und hier 24 Stunden verblieben, zeigten keine normalen Fibrillenbündel. In den Zellen, wo dieselben sonst am besten zu sehen sind (im Plerom), giebt es mehrere homogene oder schwach granulierte, erythrophile, intensiv tingierbare Körper, welche zwar nicht immer scharf konturiert sind, jedoch immer als vom übrigen Cytoplasma verschieden sich erkennen lassen. Es ist zu bemerken, daß man unter normalen Umständen in den Zellen niemals derartige Körper findet.

In Wurzelspitzen, die aus 18° C in 6° C übertragen wurden, hier 16 Stunden verblieben und sodann fixiert wurden, waren ebenfalls die großen Körper hier und da zu sehen. In einigen Zellen gab es Reihen von unregelmäßig gestalteten Körperchen, welche axil durch die Zelle zogen, hier und da war noch gut zu sehen, daß die Reihen an der Stelle der ursprünglichen Fibrillenbündel sich befinden. Wurzeln, welche mehrere Tage bei 8° C gewachsen sind,

Digitized by Google

besitzen im Plerom normale Fibrillenbündel, obzwar dieselben mir weniger distinkt zu sein schienen als in Wurzeln, die bei 18° C gewachsen sind. Das kommt davon, daß das Plasma überhaupt körniger fixiert wird als in Wurzeln, die bei 18—21° C gewachsen sind, so daß bei diesen die vom körnigen Plasma umgebenen Bündel auffallender hervortreten als in Wurzeln, die bei niedriger Temperatur wachsen, wo das Cytoplasma überhaupt körnig aussieht. Ebenso ließen sich Fibrillenbündel in Wurzeln finden, die aus einer Temperatur von 20° C in 8° C übertragen wurden, hier 2 Stunden verblieben und sodann fixiert wurden.

Die weiteren Versuche betrafen den Einfluß höherer Temperaturen. Die Pflanzen wurden aus 20° C in eine Temperatur von 35° C übertragen und nach 2 Stunden fixiert. Die Fixierungsflüssigkeit hatte ebenfalls 35° C. Das Cytoplasma erhielt jetzt größere Vakuolen als bei 18—21° C, die Fibrillenbündel hatten jedoch ein normales Aussehen. In Wurzeln, welche aus 18° C in 41° C übertragen und nach 1 Stunde fixiert wurden, erschienen die Zellen großvakuolig, die Fibrillenbündel waren vollständig verschwunden, und es gab keine in besonderen Gebilden abgelagerte Substanz, die sich vielleicht als Umwandlungsprodukt derselben deuten ließe.

Die Temperaturveränderung kann an und für sich die Fibrillenbündel zur Desorganisation bringen, und zwar sowohl eine positive, als auch eine negative Veränderung. Dabei ist jedoch immer zu beobachten, daß eine ausgiebige positive Veränderung (wobei die untere Temperatur 18—21° C ist) die Fibrillenbündel zu einer gänzlichen Auflösung ohne sichtbares Umwandlungsprodukt bringt, hingegen eine negative Veränderung ein Zerfallen

Digitized by Google

der Fibrillenbündel und eine Bildung von erythrophilen, intensiv tingierbaren Körperchen verursacht, welche sicher als Umwandlungsprodukt der Fibrillenbündel anzusehen sind.

In Wurzeln, welche aus 18° in 1° C plötzlich übertragen und nach 5 Minuten in Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiert wurden, waren die Fibrillenbündel viel körniger als bei normaler Temperatur (18° C), sie zeigten zahlreiche Unterbrechungen, da körnige Stellen mit homogenen abwechselten. In Wurzeln, welche aus 20° in 6° C übertragen und nach 15 Minuten fixiert wurden, erschien eine ähnliche körnige Umwandlung der Fibrillenbündel. Schon nach 45 Minuten erschienen in den Zellen stark lichtbrechende, schwach granulierte, erythrophile Körperchen, die an der Stelle der Fibrillenbündel eine unregelmäßige Reihe bilden. Eine Unterbrechung durch homogene Stellen zeigten auch Fibrillenbündel in Wurzeln, welche aus 20° in 8° C übertragen und nach 45 Minuten fixiert wurden.

Wie schon hervorgehoben wurde, bewirkt eine konstante Temperatur von 8—9° C keine körnige Degeneration der Fibrillenbündel. Ja, ich habe auch eine Zittauer Zwiebel bei 7° C keimen und die Wurzel mehrere Tage wachsen lassen, und dennoch erschienen im Plerom der Wurzelspitzen die Fibrillen nicht unterbrochen oder desorganisiert. Daraus folgt, daß die negative Temperaturveränderung an sich eine transitorische degenerative Veränderung der Fibrillenbündel zur Folge haben kann.

Ebenfalls bringt eine positive Temperaturveränderung eine Degeneration der Fibrillenbündel hervor. Diese besteht jedoch, wie schon hervorgehoben wurde, in einer Auflösung der Fibrillenbündel. In Wurzeln, welche plötzlich aus einer Temperatur von 15° in 35° C übertragen wurden, hier 30 Minuten verblieben und sodann

Digitized by Google

fixiert wurden, erschien das Plasma großvakuolig, in den meisten Zellen war keine Spur von Fibrillenbündeln, jedoch auch keine Körperchen, die sich vielleicht als Umwandlungsprodukt der Fibrillenbündel deuten ließen. Noch auffallender war die Veränderung, welche z. B. in den durch sehr deutliche Bündel ausgezeichneten Pleromzellen zu konstatieren war, wenn die Wurzeln aus 18° in 41° C übertragen und nach 30 oder 60 Minuten fixiert wurden. Die Zellen zeigten große, in geringer Anzahl vorhandene Vakuolen, das Plasma war intensiv tingierbar, jedoch ohne Fibrillenbündel. Diese sind vollständig verschwunden und gewissermaßen aufgelöst worden. In den großen Pleromzellen läßt sich auch gut beobachten, daß das Plasma jetzt dichter ist und intensiver mit Gentianaviolett, Delafield's Hämatoxylin oder Fuchsin S sich färbt.

Wurzeln, welche aus 18° in 40° C übertragen wurden, hier 30 Minuten verblieben, wieder in 18° versetzt und nach 30 Stunden untersucht wurden, besaßen normale Fibrillenbündel. Die Versuche ergaben also, daß die durch die Temperaturveränderung hervorgebrachten Veränderungen der Fibrillenbündel transitorisch sein können, wenn es sich nicht um direkt schädliche Temperaturen handelt. Bekanntlich ist der Einfluß der Temperaturveränderung auf das Wachstum ein prinzipiell anderer, hingegen ließe sich hier die Affektion einiger Reizbewegungen der Blattorgane sowie der Plasmaströmung als Analogie anführen.

Aeußere Bedingungen haben, wie aus den mitgeteilten Versuchen hervorgeht, einen bedeutenden Einfluß auf die Beschaffenheit der Fibrillenbündel. Diese werden relativ sehr leicht zu einer Desorganisation gebracht, welche entweder bloß eine transitorische ist oder erst dann wieder rückgängig gemacht wird, wenn ursprüngliche, normale

Digitized by Google

Verhältnisse hergestellt werden. Die Fibrillenbündel sind also sehr empfindlich gegen äußere Eingriffe. Es läßt sich dies auch darin beobachten, daß sie viel früher desorganisiert werden, als das Wachstum und die Zellteilungen eingestellt werden. Läßt man Wurzeln von Allium zwei oder drei Tage in derselben Kulturflüssigkeit wachsen, so wird diese allmählich verunreinigt und erhält eine starke saure Reaktion. Die Wurzeln, welche in solcher Flüssigkeit wachsen, zeigen noch zahlreiche normale Teilungsfiguren, jedoch sind die Fibrillenbündel meist ohne Spur verschwunden. Werden solche Wurzeln in frisches Wasser versetzt, so zeigen sie schon nach 24 Stunden ganz normale, mächtige Fibrillenbündel.

Einer besonderen Erwähnung ist auch der Einfluß des Wundreizes selbst auf die Fibrillen wert. Derselbe kann nämlich eine vollständige Degeneration der Fibrillenbündel hervorbringen oder dieselbe einleiten. Schon bei normaler Temperatur (20—21° C) habe ich in den Wurzelspitzen von Allium zwei Stunden nach der Verwundung etwa 2 mm von der Wundfläche in den großen Plerom-zellen erythrophile Körper in der Nähe der Zellkerne beobachtet; die Körper waren homogen oder schwach granuliert, von unregelmäßiger Form. Und ähnliche Körper ließen sich im inneren Periblem in einer Entfernung von 2,1 mm beobachten (Fig. 29, Taf. II). Da in verwundeten Zellen keine solchen Gebilde zu sehen sind, muß angenommen werden, daß sie hier durch den Einfluß des Wundreizes entstanden sind. Dabei läßt sich beobachten, daß zunächst in den ältesten Zellen, welche noch Fibrillenbündel aufweisen, die Desorganisation der Fibrillen beginnt. Dieselben fallen hier der Desorganisation am leichtesten anheim. Da ich den weiteren Einfluß des Wundreizes auf

Digitized by Google

die Fibrillen nicht untersucht habe, kann ich nicht angeben, wann die dem Vegetationspunkt näher gelegenen Zellen eine Desorganisation der Fibrillen zeigen. Bei Vicia faba dauert der Zustand der Desorganisation ziemlich lange. Ich habe noch nach 68 und 76 Stunden nach der Verwundung der Wurzelspitze durch einen quer geführten Schnitt im Plerom in den großen Zellreihen erythrophile, homogene Gebilde gesehen, welche durch Umwandlung der Fibrillenbündel entstanden sind.

Ganz aufgelöst werden gewöhnlich Fibrillenbündel in Zellen, die der Wundfläche direkt benachbart sind und von einer Vakuolisation getroffen werden. Die Verhältnisse entsprechen denjenigen, welche durch hohe Temperaturen hervorgebracht werden. Eine körnige Degeneration der Fibrillenbündel verursacht jedoch der Wundreiz, welcher sich akropetal von einem 2—3 mm von dem Vegetationspunkt geführten Querschnitt verbreitet. Die Fibrillen zerfallen da in den der Wunde nahe liegenden Zellen, besonders in den großen Pleromreihen in zahlreiche Körnchen, die zu größeren, homogenen Gebilden zusammenfließen können. Es läßt sich erwarten, daß durch Kombination einer niedrigen Temperatur, die jedoch noch an sich keine Degeneration der Fibrillen hervorbringt, und des Wundreizes leicht diese Erscheinung hervorgebracht werden kann. Thatsächlich erscheinen in Wurzelspitzen, die bei 9° C am Vegetationspunkt durch einen quer geführten Schnitt verwundet und $^1/_4$ oder $^3/_4$ Stunde nach der Verwundung fixiert wurden, zahlreiche erythrophile, meist kugelförmige Körperchen, welche sicher als Produkte der umgewandelten Fibrillenbündel anzusehen sind. Dieselben erscheinen sowohl im Plerom, als auch im Periblem (Fig. 32, Taf. II) und zwar auch in Teilen, welche von der Wundfläche einigermaßen

Digitized by Google

entfernt sind. In Wurzeln, die $^1/_4$ Stunde nach der Verwundung fixiert wurden, erschienen die ersten Körperchen 0,77 mm von der Wundfläche entfernt, in denen, welche nach $^3/_4$ Stunde fixiert wurden, 0,57 mm von der Wundfläche.

Besonders schön läßt sich die Degeneration der Fibrillen durch den Einfluß des Wundreizes in den älteren Teilen der meristematischen Wurzelspitze beobachten. Wird die Wurzelspitze 1,5—3 mm hinter dem Vegetationspunkt durch einen quer geführten Schnitt verwundet und nach 15 oder 30 Minuten untersucht, so findet man besonders in den Zellen der großen Pleromreihen auffallende plasmatische, traumatrope Ansammlungen, welche meist nur auf zwei intakte (scheitelwärts) direkt der Wunde benachbarte Zellen beschränkt sind. Diese Ansammlungen befinden sich natürlich an der basiskopen Querwand, und es giebt in denselben zahlreiche kleine, unregelmäßige erythrophile Körperchen, welche durch Umwandlung der Fibrillenbündel entstanden sind. Jedoch nur ein kleiner, der Querwand nahe liegender Teil des Fibrillenbündels ist desorganisiert, in dem übrigen Teile sind die Fibrillen ganz normal. Von der akroskopen Querwand verlaufen dieselben also bis zur plasmatischen traumatropen Ansammlung und endigen vor derselben blind, da ihr basiskoper, nahe bei der Querwand befindlicher Teil unter dem Einfluß des Wundreizes desorganisiert wurde. Hier haben wir also einen Fall, wo die Fibrillen blind im Cytoplasma endigen und bloß an einem Ende an die plasmatische Hautschicht angeknüpft sind. Es darf jedoch nicht vergessen werden, daß dies Verhalten durch einen äußeren Eingriff zustande gebracht wurde, und daß es nicht sicher ist, ob dasselbe auch unter normalen Verhältnissen in der Wurzelspitze vorkommt. Diese Des-

Digitized by Google

organisation wurde durch einen akropetal sich fortpflanzenden Wundreiz hervorgebracht. Hingegen habe ich bei dem basipetal sich verbreitenden Reize nie diese Form der Desorganisation beobachtet. Da degenerierten die Fibrillen simultan in ihrer ganzen Länge gleichmäßig. Wenn es im degenerierenden Fibrillenbündel noch intakte Fibrillen gab, so waren dieselben in ihrer ganzen Länge intakt und reichten von einer Querwand zur anderen. Wenn hier und da die erythrophile, durch Umwandlung der Fibrillenbündel entstandene Substanz in dem akroskopen Teile der Zellen angehäuft erschien, so ist der Grund davon darin zu suchen, daß das Plasma bei seiner traumatropen Umlagerung die Substanz mitnimmt und dieselbe an einer Querwand anhäuft.

Die Ursache, warum der akropetal sich verbreitende Wundreiz anders auf die Fibrillen einwirkt als der umgekehrt sich fortpflanzende, kann wahrscheinlich in der verschiedenen Geschwindigkeit der Reizleitung gesucht werden. Akropetal verbreitet sich der Wundreiz sehr langsam und ruft daher in den der Wunde näher liegenden Teilen der langen Pleromzellen früher eine Degeneration der Fibrillenbündel hervor als in entfernteren Teilen. Hingegen pflanzt sich der Wundreiz akrofugal so schnell fort, daß die Differenzen im zeitlichen Auftreten der Degeneration in verschiedenen Teilen des Fibrillenbündels sehr klein sein können. Weiter kommt hier noch der Umstand in Betracht, daß die Fibrillen, je weiter sie vom Vegetationspunkt entfernt sind, desto leichter der Degeneration verfallen. Durch diesen Umstand wird bei der akrofugalen Fortpflanzung des Wundreizes die zeitliche Differenz im Auftreten der Degeneration der Fibrillenbündel vollkommen aufgehoben, und dieselbe erscheint simultan in der ganzen Zelle.

Digitized by Google

VIII. Die Funktion der Fibrillen.

Schon die Thatsache, daß die Fibrillen bei verschiedenen Pflanzen in einer prinzipiell übereinstimmenden Form auftreten, spricht dafür, daß dieselben nicht zufällige oder bedeutungslose Strukturen vorstellen. Ihre Funktion läßt sich allerdings nicht aus der Form erraten, vielmehr muß man es versuchen, dieselbe auf Grund überzeugender Versuche darzuthun. Das ist allerdings nur in einem beschränkten Maße gelungen. Dennoch wage ich es, die Fibrillen als reizleitende Strukturen zu deuten, denn alle Thatsachen sprechen zu Gunsten einer solchen Anschauung.

Es ist überhaupt schwierig, sich über die Funktion irgend welcher plasmatischer Struktur auszusprechen. Aus formalen und topographischen Verhältnissen kann nicht sofort auf die physiologische Bedeutung geschlossen werden, und Experimente lassen sich wegen der allzu komplexen Erscheinungen ebenso nicht immer evident richtig deuten. Soweit mir bekannt, lassen sich die Fibrillenbündel kaum mit irgend welcher für die Pflanzen bekannten Erscheinung vergleichen. Wenn die Fibrillen selbst an Zimmermann's Nematoplasten oder Bouin's ergastoplasmatische Gebilde, vielleicht auch an Lagerheim's Vibrioiden erinnern, so ist es möglich, daß hier nur eine äußere Aehnlichkeit vorliegt, ausgenommen die Nematoplasten, welche mir Stücke von isoliert verlaufenden Fibrillen zu sein scheinen. Andererseits ist für diese Gebilde selbst ihre physiologische Bedeutung auch noch nicht sichergestellt. Klemm[1]) ist es zwar gelungen, durch gewisse äußere Eingriffe (Wasserstoff-

1) Klemm, Desorganisationserscheinungen der Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 28.

Digitized by Google

superoxyd) im Cytoplasma fibrilläre Bildungen hervorzubringen, welche vielleicht mit einigen Fibrillenbündeln verglichen werden können, doch sind dies auch nur äußere Aehnlichkeiten, die z. B. für Aspidium, Zanichellia u. s. w. gar nicht zutreffen. Die Meinung, daß die thatsächlich vorhandenen Strukturen Ausdruck einer Funktion sind und daß sie mit einem bestimmten physiologischen Zustande des Protoplasmas zusammenhängen, hat mich bewogen, die verschiedenen möglichen Funktionen des Fibrillensystems eingehender zu diskutieren.

Es giebt von vornherein hauptsächlich drei Funktionen, die man den Fibrillen zuschreiben könnte: erstens, daß dieselben in Diensten einer Leitung von plastischen Stoffen stehen; zweitens, daß sie in einer Beziehung zum Längenwachstum der Zellen stehen; drittens, daß es reizleitende Strukturen sind. Weitere Möglichkeiten werde ich später noch anführen.

Für die erste Möglichkeit spricht der Umstand, daß man thatsächlich in den Wurzelspitzen eine intensive akropetale Leitung von plastischen Stoffen annehmen muß. Eine ähnliche Leitung ist auch für das Mesokotyl der Graskeimlinge, wie er bei dem näher untersuchten Panicum miliaceum entwickelt ist, anzunehmen. Thatsächlich sind hier Fibrillen entwickelt, welche bis zur meristematischen Partie am Grunde der Coleoptile verlaufen. Hingegen läßt sich keine solche Funktion den zur Coleoptilenspitze verlaufenden Fibrillen zuschreiben, da dieselbe früh ihr Wachstum einstellt, folglich keiner intensiven Stoffzuleitung bedarf. Diese geht hier wahrscheinlich in den früh entwickelten Gefäßbündeln, besonders in deren Leptomteilen vor sich. Wenn schon dies darauf hinweist, daß die Stoffleitung nicht die einzige oder die Hauptfunktion der Fibrillen vorstellt,

Digitized by Google

so ist es überhaupt nicht mit unseren Kenntnissen über die Stoffleitung bei den Pflanzen gut vereinbar, daß dieselbe in einer besonderen Plasmastruktur innerhalb der Zelle vor sich gehen würde. Dennoch ist diese Möglichkeit nicht vollständig abzuweisen. Bei manchen Tieren kommen faserige, parallel orientierte Strukturen in Zellen vor, in denen gewisse chemische Vorgänge in bestimmten Richtungen vor sich gehen, so z. B. im Epithel der Kiemenblätter bei Wassertieren, in secernierenden Drüsen u. s. w. Diese Strukturen müßten auch nicht Organe der in gewisser Richtung vor sich gehenden chemischen Aktionen sein, sondern nur als Folge oder Ausdruck derselben erscheinen. Allerdings könnte Aehnliches nur für die typischen Fibrillenbündel gelten, wie wir solche bei Allium gefunden haben. Hingegen sind die Bündel bei den Farnen (Aspidium, Woodwardia) so eigentümlich und so abweichend von den parallelfaserigen Strukturen in tierischen Zellen, daß es mir nicht wahrscheinlich zu sein scheint, daß sie sich in der eben angegebenen Weise deuten lassen.

Würde eine Leitung von plastischen Stoffen thatsächlich den Fibrillen zukommen, so könnten dieselben besonders in Organen mächtig entwickelt sein, welche speciell der Leitung von plastischen Stoffen dienen. Ich habe in dieser Beziehung besonders den Sauger der Keimlinge von Canna indica untersucht. Dieselben sind mit einem ziemlich langen, keulenförmigen Organ versehen, welches aus dem Endosperm der Keimpflanze die Reservestoffe zuführt. Ich habe in diesem Sauger umsonst nach Fibrillenbündeln oder nach isolierten Fibrillen gesucht. Ebenso habe ich keine Fibrillenbündel im Scutellum der Keimlinge von Avena sativa, Hordeum vulgare und Panicum miliaceum gefunden.

Digitized by Google

Zu der zweiten oben angeführten Möglichkeit hat mich die Thatsache geführt, daß die mächtigsten Fibrillenbündel in Zellen vorkommen, welche ein auffallendes Längenwachstum zeigen, wie es z. B. die großen Zellen der Pleromreihen sind. Weiter, daß sie bei Allium eben dann zur größten Entwickelung gelangen, wenn die Zellen ihr intensives Längenwachstum beginnen, d. h. wenn sich ihnen die Zone des intensivsten Wachstums nähert. Worin diese Beziehung zwischen Längenwachstum und Fibrillenbündeln eigentlich bestehen könnte, das kann ich nicht angeben. Da jedoch die beiden Erscheinungen fast immer gleichzeitig zutreffen, halte ich es für nötig, ihren möglichen kausalen Zusammenhang zu diskutieren. Es ist z. B. auffallend, daß in der Plumula von Panicum die Fibrillen da aufhören, wo die Zellen meristematisch werden, d. h. ein schwaches Längenwachstum zeigen. Hingegen lassen sie sich in der Coleoptile bis zu dem Teile verfolgen, dessen Wachstum eben erloschen ist. Weiter beobachtet man in anderen Zellen, die ein intensives Längenwachstum zeigen, axial verlaufende mächtige Plasmastränge, obzwar ich Fibrillen in denselben nicht entdecken konnte, so z. B. in jungen Wurzelharen von Trianea, besonders aber Azolla caroliniana. Doch ist es nicht ausgeschlossen, daß das Zusammentreffen eigentümlicher Plasmastränge und eines intensiven Längenwachstums nur zufällig ist, zumal die Stränge nicht in allen intensiv wachsenden Zellen vorkommen, und weiter da sie in den Wurzelspitzen von Allium im Periblem meist in der das intensivste Längenwachstum aufweisenden Partie schon verschwunden sind.

Zu Gunsten der dritten Möglichkeit, daß nämlich in den Fibrillen reizleitende Strukturen vorliegen, sprechen die meisten Thatsachen. Zunächst die, daß die Strukturen in

Digitized by Google

der Richtung entwickelt sind und gewissermaßen eine Kontinuität zeigen, in welcher mit größter Geschwindigkeit die Reizleitung geschieht. Das ist in Wurzelspitzen die mit ihrer Längsachse parallele Richtung. Weiter, daß, je mächtiger die Fibrillenbündel entwickelt sind, desto intensiver der Reiz geleitet wird. So z. B. ist die Reizleitung in den mittleren und inneren Periblemreihen der Wurzelspitze von Allium viel intensiver als in den äußeren Reihen. Thatsächlich ist dort das Fibrillensystem mächtiger entwickelt. Im Dermatogen, wo in der Längsrichtung in den jüngsten Teilen der Wurzelspitze keine Fibrillen verlaufen, wird in dieser Richtung auch der Reiz nicht mit einer besonders großen Geschwindigkeit geleitet. Ebenso gilt es für das Hypoderm. Sobald hier jedoch längsverlaufende Fibrillenbündel erscheinen, läßt sich auch beobachten, daß in den Zellreihen der Reiz mit einer großen Geschwindigkeit geleitet wird. Im Plerom wird der Reiz nur in den großen, langgestreckten Zellen schnell geleitet, welche durch mächtig entwickelte Fibrillenbündel gekennzeichnet sind. Da könnte zwar eingewandt werden, daß dieser Zusammenhang zwischen Reizleitung und Fibrillenbündeln in Einzelheiten nicht vollständig eine Abhängigkeit der schnellen Reizleitung von einem mächtig entwickelten Fibrillensystem aufweist. So ist das Fibrillensystem am mächtigsten im Plerom ausgebildet, und doch pflanzt sich hier die traumatrope Reaktion mit einer geringeren Geschwindigkeit fort als im inneren und mittleren Periblem, wo die Fibrillenbündel schwächer sind. Doch sind die Zellen, welche hier in Bezug auf die Reizleitung verglichen werden, so verschieden, daß es nicht zu bezweifeln ist, daß die Unterschiede in ihrer Größe und Struktur auch Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit bedingen. Es ist daher möglich,

Digitized by Google

daß mit einer geringeren Reaktionsfähigkeit der großen Pleromzellen eine langsamere Fortpflanzung der traumatropen Reaktion zusammenhängt, trotzdem hier das Fibrillensystem sehr mächtig ausgebildet ist. Wahrscheinlich ist hier besonders die Größe der Pleromzellen wichtig; die traumatrope Reaktion ist eigentlich eine Umlagerung des ganzen Zellinhaltes, und dieselbe kann in kleineren Zellen viel leichter und früher zustande gebracht werden als in so großen Zellen, wie es besonders die älteren Zellen der großen Pleromreihen sind. Im Plerom ist die sekundäre, schnell sich fortpflanzende Reaktion bloß auf Zellreihen beschränkt, die mit Fibrillenbündeln versehen sind. In den kürzeren Parenchymzellen, welche keine Fibrillenbündel besitzen, wird bloß der eine primäre, langsam sich verbreitende Reaktion hervorrufende Reiz geleitet. Für die Fortpflanzung des Wundreizes, welcher die sekundäre Reaktion hervorruft, läßt sich also korrekt ihre Abhängigkeit vom Vorhandensein und von der Richtung der Fibrillenbündel nachweisen.

Wenn schon diese Thatsachen in genug überzeugender Weise es wahrscheinlich machen, daß das Fibrillensystem in Diensten der Reizleitung steht, so wird dies noch wahrscheinlicher, wenn man die Resultate unserer Versuche in Betracht zieht, die über den Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Fortpflanzung des Wundreizes und auf die Fibrillen angestellt wurden. Es war natürlich nicht möglich, mit solierten Fibrillenbündeln Versuche anzustellen, ebensowenig mit einer Zellreihe, die vielleicht mächtige Fibrillenbündel enthält, wie es z. B. bei den Vertebraten mit ganzen Nervenbündeln möglich ist. Ebenso war es nicht möglich, durch mechanische Präparation die Fibrillenbündel zu entfernen und dann die Reizleitung zu untersuchen. Wie wir gesehen haben, führt die Verwundung selbst, auch wenn

Digitized by Google

sie die betreffenden Zellen nicht direkt getroffen hat, leicht zu einer Desorganisation der Fibrillenbündel. Hingegen liefert eine vorzügliche Methode die Temperaturveränderung. Die Versuche haben ergeben, daß durch eine plötzliche Temperaturveränderung die Fibrillenbündel zu einer transitorischen Desorganisation gebracht werden können. Diese Desorganisation kann auch mit Temperaturen erzielt werden, welche keine Wärme- oder Kältestarre verursachen, wo also die Sensibilität des Plasmas erhalten bleibt. Hier hat man also eine Methode, wo die Fibrillenbündel gewissermaßen aus den Zellen entfernt werden können, ohne daß man dieselben der Sensibilität beraubt. Wie verhält sich dabei die Reizleitung?

Werden die Wurzeln bald nach der plötzlichen Temperaturveränderung verwundet, so pflanzt sich in der Wurzelspitze entweder keine sekundäre Reaktion fort, oder nur mit einer äußerst geringen Geschwindigkeit. Die schnelle Fortpflanzung des Wundreizes hängt somit mit dem Vorhandensein von normalen Fibrillen zusammen. Nachträglich wurden weitere Versuche mit positiver Temperaturveränderung ausgeführt. Die Pflanzen (Allium cepa) wurden aus 20° in 35° übertragen, nach 30 Minuten durch einen quer geführten Schnitt verwundet, dann nach 15 und 45 Minuten fixiert. Die Reaktion, teilweise primär, teilweise sekundär, war in den ersten Wurzelspitzen auf 0,15 bis 0,23 mm, in den zweiten auf 0,2—0,25 mm von der Wundfläche verbreitet. Die Fibrillen waren durch große Vakuolen verbogen, zerrissen und in einigen Zellen vollständig aufgelöst. Der Versuch bestätigt also vollständig, daß die schnelle Reizleitung mit dem Vorhandensein von normalen Fibrillenbündeln zusammenhängt. Dabei handelt es sich bloß um die Fortpflanzung des Wundreizes mit

Digitized by Google

einer besonders großen Geschwindigkeit und in einer bestimmten Richtung. Die primäre, radial von der Wundstelle sich verbreitende Reaktion pflanzt sich dabei mit fast ungeschwächter Geschwindigkeit fort. Diese Geschwindigkeit ist jedoch relativ sehr gering.

Nun ist es ganz merkwürdig, daß mit der Neubildung der Fibrillenbündel oder mit der Einstellung der weiteren Desorganisation auch die schnelle Reizleitung zurückkehrt. Werden die Fibrillenbündel durch eine plötzliche Temperaturveränderung von 20° auf 8° zur Degeneration, welche allerdings hier nur in einem Körnigwerden der Fibrillen besteht, gebracht, so verschwindet dadurch auch die Fähigkeit der Zellen, den Wundreiz schnell zu leiten. Nach einer längeren Zeit bilden sich jedoch wieder Fibrillen aus, und gleichzeitig stellt sich wieder das schnelle Reizleitungsvermögen ein. Durch die Temperaturveränderung wurde das Plasma nicht seiner Sensibilität beraubt, diese zeigt sich darin, daß der primäre Reiz sich ganz normal von der Wunde verbreitet. Die einzige Veränderung, die sich beobachten läßt, ist eben die Granulation der Fibrillen.

Leider habe ich es nicht feststellen können, wie die Fibrillen neu gebildet werden, da ich immer erst eine längere Zeit nach der Temperaturveränderung die Wurzelspitzen untersucht habe.

Sowohl die positive als auch die negative Temperaturveränderung können eine Degeneration der Fibrillen hervorbringen, und immer geht damit gleichzeitig die Fähigkeit der Fibrillen, den Reiz schnell zu leiten, verloren. Aber auch den Versuch mit Aether können wir hier heranziehen. Auch durch diesen wurde in den Wurzeln eine Desorganisation der Fibrillenbündel eingeleitet, und die Zellen, obzwar ihre Sensibilität noch nicht vollständig verloren ge-

Digitized by Google

gangen ist, haben gleichzeitig ihre Leitungsfähigkeit verloren. Man kann daher allgemein sagen, daß überall da, wo die Fibrillen fehlen und wo sie zur Desorganisation gebracht werden, auch die mit einer besonders großen Geschwindigkeit vor sich gehende Reizleitung vermißt wird. Besonders ist dies dann auffallend, wenn in einigen Zellen die Fibrillen zur Desorganisation gebracht werden und in anderen dieselben noch gut erhalten sind. Dies gelingt zuweilen, wenn man die Wurzelspitzen von Allium dem Einfluß von Aether aussetzt. Auch da werden nicht alle Fibrillen desorganisiert und es giebt besonders im Plerom in den großen Zellreihen noch Fibrillenbündel, wenn dieselben in den übrigen Zellen der Wurzelspitze verschwunden sind. Thatsächlich läßt sich nachweisen, daß sich in den mit Fibrillen versehenen Zellen der Reiz und die sekundäre Reaktion verbreiten (vergl. S. 34), wogegen in den übrigen Zellen nichts davon zu sehen ist. Sehr schön ist dies zuweilen auch in Wurzeln zu beobachten, die in einer schon länger nicht gewechselten Kulturflüssigkeit wachsen. In verschiedenen Zellreihen sind da häufig schon die Fibrillenbündel desorganisiert oder ganz verschwunden. In anderen Zellreihen sind sie noch vorhanden, obzwar meist schwach entwickelt. Wird eine derartige Wurzelspitze verwundet, so pflanzt sich die sekundäre Reaktion bloß in denjenigen Zellreihen fort, wo die Fibrillenbündel entwickelt sind. In den übrigen Zellreihen verbreitet sich nur die primäre Reaktion.

Ein Zusammenhang zwischen schneller Reizleitung und Vorhandensein von Fibrillenbündeln läßt sich also nicht verkennen. Worin besteht jedoch dieser Zusammenhang? Ist das Fibrillensystem eine direkte Bedingung, ein Organ der Reizleitung, oder vielmehr eine begleitende Erscheinung derselben, oder schließlich eine nebensächliche Erscheinung,

Digitized by Google

welche zufällig mit der Fähigkeit der Zellen, den Reiz schnell zu leiten, zusammenhängt?

Es wäre nämlich denkbar, daß das Vorhandensein von typischen Fibrillen oder Fibrillenbündeln nur eine parallele Erscheinung ist zur Fähigkeit der Zelle, den Reiz schnell zu leiten, also keine direkte Bedingung der Reizleitung. Die Destruktion der Fibrillenbündel und die Unfähigkeit, den Reiz schnell zu leiten, stellen sich zwar gleichzeitig ein, sind jedoch nicht kausal direkt miteinander verknüpft, d. h. wenn die Fibrillenbündel verschwinden, ist es ein Zeichen, daß sich die Zelle unter abnormen, ungünstigen Bedingungen befindet, unter denen sie unter anderem auch die Fähigkeit zu einer schnellen Reizleitung einbüßt. Der pathologische Zustand der Zelle ist Schuld daran, daß die Zelle den Reiz nicht schnell zu leiten imstande ist, nicht die Destruktion der Fibrillenbündel. Hingegen muß angeführt werden, daß auch ganz normale Zellen, welche sicher gesund sind, wenn sie keine Fibrillen besitzen, auch den Reiz nicht schnell zu leiten vermögen, wie wir das bei Allium für mehrere Zellschichten der Wurzelspitze feststellen konnten. Es ist nicht wahrscheinlich, daß auch dies eine bloß zufällige Erscheinung ist.

Man könnte nun meinen, daß die Fibrillen vielleicht nur Ausdruck oder Folge einer Reizleitung sind. Da dieselben jedoch schon in normalen Wurzeln bestehen, in denen kein Wundreiz geleitet wird, und welche sich in der geotropischen Ruhelage befinden, thigmotropisch, heliotropisch u. s. w. nicht gereizt werden, so ist diese Meinung wohl nicht vollständig richtig.

Wir kommen also zu dem Resultate, daß das Fibrillensystem höchst wahrscheinlich vorwiegend eine reizleitende Struktur vorstellt. Ebenso wurde schon hervorgehoben,

Digitized by Google

daß sich dieselbe mit den reizleitenden Strukturen der Metazoen vergleichen läßt. Die Uebereinstimmung ist allerdings nur im letzten Prinzip zu suchen, in Einzelheiten giebt es zahlreiche Unterschiede.

Das, was über Reizleitung bisher gesagt wurde, gilt eigentlich nur für den Wundreiz. Nun ist es nicht wahrscheinlich, daß die Pflanze ein reizleitendes Fibrillensystem, welches bloß den Wundreiz leiten soll, besitzen wird. Vielmehr läßt sich denken, daß dasselbe auch andere Reize leitet, besonders jene, die für die Pflanze, speciell für die untersuchten Organe eine biologische Bedeutung haben. Zwar läßt sich nicht bestreiten, daß auch der Leitung des Wundreizes besonders in der Wurzelspitze eine gewisse biologische Bedeutung zukommt. Die Wurzel reagiert auf die Verletzungen durch besondere Reizkrümmungen (Darwin'sche traumatrope Krümmungen), welche weit von der Wundstelle ausgeführt werden können und in ihrem Sinne sicher eine Zweckmäßigkeit zeigen. Doch sind sicher für die Pflanzen biologisch viel wichtiger die geotropischen, hydrotropischen, thigmotropischen, heliotropischen und andere Krümmungen, bei welchen der Reiz geleitet werden kann oder muß. Wir wollen also eingehender die Frage diskutieren, ob vielleicht auch diese Reize mit Hilfe des Fibrillensystems geleitet werden.

Nach der scheinbar am besten begründeten Ansicht von Czapek wird der geotropische Reiz in der Wurzel in der sensiblen Spitze percipiert und von da in die älteren Partien geführt, wo die Krümmung ausgeführt wird. An dieser Krümmung kann jedoch der ganze wachstumsfähige Teil der Wurzelspitze teilnehmen, auch die jüngsten Teile derselben. Es läßt sich dies an den meisten Wurzeln beobachten, welche die Krümmung noch nicht vollständig aus-

Digitized by Google

geführt haben. Da ist gewöhnlich die ganze Spitze, von dem Vegetationspunkt angefangen, gekrümmt, natürlich ist der Krümmungsradius in verschiedenen Entfernungen vom Vegetationspunkt ein verschiedener. Im weiteren Verlaufe der Reaktion wird die stärkste Krümmung in einer gewissen Entfernung vom Vegetationspunkt lokalisiert. Die ganze Wurzelspitze ist also einer geotropischen Reaktion fähig, was unlängst Wachtel[1]) durch specielle Versuche bewiesen hat. Bei typischen Wurzeln wird der geotropische Reiz in der Wurzelhaube percipiert [2]), er muß von da in die krümmungsfähigen Teile geführt werden. Da dieselben jedoch nicht streng lokalisiert sind, so muß der Reiz allen Zellen der ganzen reaktionsfähigen Partie mitgeteilt werden. Thatsächlich durchläuft das Fibrillensystem, von dem Vegetationspunkt angefangen, den größeren Teil dieser Zone, bei einigen Pflanzen (Aspidium, Vicia, Pisum, Roripa) im Plerom die ganze Zone. Wir werden später noch sehen, daß das Fibrillensystem trotz seiner Zusammenknüpfung es doch ermöglicht, daß der Reiz der ganzen von ihm durchlaufenen Zone mitgeteilt werde.

Einen experimentellen Beweis zu führen, daß das Fibrillensystem den geotropischen Reiz leitet, ist jedoch sehr schwierig. Operative Eingriffe können nur ganz vorsichtig benutzt werden und gestatten eigentlich überhaupt keine überzeugenden Folgerungen. In der Wurzelspitze von Vicia faba ist das Fibrillensystem fast ganz auf das Plerom beschränkt. Wird nun durch einen rings herum

1) Wachtel, M., nach Rothert's Referat in Bot. Ztg. 1899, No. 19.

2) Němec, B., Ueber die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd. 18, H. 6, 1900.

Digitized by Google

bis zur Endodermis $1^1/_2$ mm von der Spitze weit geführten Einschnitt die Verbindung zwischen der sensiblen Haube und dem an der Reaktion den größten Anteil nehmenden Teile der motorischen Zone auf das Plerom beschränkt, so könnte man meinen, daß wenn der geotropische Reiz mit Hilfe des Fibrillensystems geleitet wird, der Ausführung der Reaktion nichts im Wege steht. Dennoch erscheint die Fähigkeit einer geotropischen Krümmung, die sich auch hinter den Einschnitt erstreckt, erst etwa 20 Stunden nach der Verwundung. Wird nun mit Hilfe einer Glasnadel die Wurzel quer durchstochen und zwar so, daß der Stich quer durch die Achse der Wurzel geht, und dann geotropisch gereizt, so geht die Krümmung überhaupt nicht über die Stichwunde, sie bleibt zwischen derselben und dem Vegetationspunkt lokalisiert. Noch überzeugender fallen Versuche aus, wo mit Hilfe eines feinen, spatelförmigen Messers das Plerom quer durchschnitten wird (und natürlich an einer Seite auch das Dermatogen und Periblem). Nie ist da die geotropische Krümmung über die Wunde gegangen[1]). Man könnte auf Grund solcher Versuche schließen, daß der geotropische Reiz hier im Plerom geleitet wird und daß dabei dem Fibrillensystem eine wichtige Bedeutung zukommt. Obzwar dies auch sehr wahrscheinlich ist, so kann die Erklärung auch anders lauten, nämlich so, daß der Wundreiz, der sich von der Wundstelle in der Wurzel verbreitet hat, die Zellen ihrer Leitungs- und Reaktionsfähigkeit beraubt hat und darum der geotropische Reiz sich nicht über die Wundstelle ver-

1) Die Beobachtungen beziehen sich nur auf eine Zeit von 24 Stunden nach der Verwundung. Immer ist eine nachträgliche mikroskopische Untersuchung unerläßlich, wie der Stich geführt wurde.

Digitized by Google

breiten konnte. Doch kommt dabei dem Plerom eine besondere Aufgabe zu, denn die Verwundung desselben, welche eine vollständige Unterbrechung seiner Kontinuität zur Folge hat, hält die weitere Verbreitung des geotropischen Reizes völlig auf. Ueberzeugender sind die nachfolgenden Versuche. Es wurde schon hervorgehoben, daß bei typischen Wurzeln die Perception des geotropischen Reizes in einem speciellen, in der Wurzelhaube befindlichen Apparat vor sich geht. Wird die Haube abgeschnitten, so kehrt die Fähigkeit einer Perception des geotropischen Reizes immer erst dann, wenn sich der Apparat regeneriert hat, was ziemlich leicht festzustellen ist. Gewöhnlich haben sich unterdessen auch die Fibrillenbündel ausgebildet, wenigstens zum Teil. Doch findet man zuweilen Wurzeln, in denen der den geotropischen Reiz percipierende Apparat schon vollständig regeneriert ist und fungiert, und dennoch reagiert die Wurzel nicht. In diesem Falle konnte ich immer nachweisen, daß die Fibrillenbündel nicht regeneriert sind, sondern daß in den betreffenden Pleromzellen noch amorphe, schwach erythrophile Massen liegen, die aus den Fibrillenbündeln unter dem Einfluß des Wundreizes entstanden sind. Hier fehlt also der reizleitende Apparat, und trotzdem eine Perception möglich ist, kommt es in der motorischen Zone zu keiner Reaktion. Allerdings beraubt der Wundreiz die Wurzeln transitorisch auch der Reaktionsfähigkeit, doch ist es nicht wahrscheinlich, daß die Reaktionsfähigkeit an sich mit der Regeneration der Fibrillenbündel direkt zusammenhängt, da in den Periblemzellen von Vicia faba und Pisum sativum, mit welchen in dieser Beziehung die Versuche angestellt wurden, die Fibrillen sehr spärlich vorkommen oder ganz fehlen, und zwar besonders in Partien, wo die intensivste Reaktion lokalisiert ist. Und doch

Digitized by Google

kommt hier speciell dem Periblem der wichtigste Anteil an der Reaktion zu.

Unter den zahlreichen von mir untersuchten Wurzelspitzen von Allium fand ich hie und da solche, welche unregelmäßige spontane Nutationen ausführten und verschiedenartig gekrümmt waren. Sie reagierten nicht geotropisch. Ich habe bei einigen untersucht, ob ihre Vorrichtung für die Perception der Schwerkraft fungiert, und fand hierin nichts Abnormes. Die übrigen Wurzeln wurden cytologisch untersucht. Zweierlei Abnormitäten ließen sich an diesen Wurzeln feststellen. In einigen befanden sich alle Kerne in einer traumatropen Lage. Diese Wurzeln waren also in irgend welcher Weise verwundet, und es ist bekannt, daß der traumatische Reiz die Wurzeln ihrer geotropischen Reaktionsfähigkeit auf eine gewisse Zeit beraubt, so daß sie dann unregelmäßige traumatrope oder spontane Nutationen ausführen. Der weit größte Teil der Wurzeln zeigte jedoch die Eigentümlichkeit, daß die Fibrillenbündel desorganisiert waren und in den Zellen, wo sie unter normalen Verhältnissen entwickelt sind, die oben erwähnten Körper vorhanden waren, welche als Umwandlungsprodukte der Fibrillenbündel zu deuten sind. Diese Wurzeln waren, wie ich mich überzeugen konnte, einer Perception der Schwerkraft fähig, der geotropische Reiz konnte jedoch nicht in die Reaktionszone geleitet werden, da das Fibrillensystem desorganisiert war. Daher besaßen die Wurzeln nicht die Fähigkeit, sich in Bezug auf die Schwerkraft gehörig zu orientieren. Einen weiteren Beweis, daß das Fibrillensystem im Dienste der Leitung auch des geotropischen Reizes steht, liefern einige Beobachtungen an den Wurzelspitzen von Iris germanica. Zunächst sei bemerkt, daß Wurzeln, welche lange genug geotropisch ge-

Digitized by Google

reizt werden, in den mit Fibrillenbündeln versehenen Zellen eine akroskop orientierte Plasmaansammlung aufweisen, was besonders im Plerom der Wurzelspitzen von Hyacinthus orientalis zu beobachten ist. Bei einer starken Tinktion mit Hämatoxylin nach Heidenhain's Methode zeigen sie dann ungefähr das in Fig. 9 dargestellte Verhalten. Es läßt sich nachweisen, daß sich diese Erscheinung von dem Vegetationspunkt allmählich in die älteren Teile der Wurzelspitze fortpflanzt. Die 2—3 cm langen, den Rhizomen von Iris germanica entspringenden Wurzeln wurden mehrmals hintereinander aus 18° in 7° C und zurück übertragen (sie verblieben immer eine Stunde im Wasser, das die betreffende Temperatur zeigte), dann wurden sie bei einer Temperatur von 9° C horizontal gelegt, und sie wurden durch übergesteckte Glasröhren verhindert, die geotropische Reizkrümmung auszuführen. Nach vier Stunden wurden sie fixiert und untersucht.

Die so behandelten Wurzelspitzen zeigten nur in einigen Zellreihen gut erhaltene Fibrillenbündel, in den übrigen waren dieselben desorganisiert. Und nur in diesen mit Fibrillenbündeln versehenen Zellen war die akroskop orientierte Plasmaansammlung festzustellen. Außerdem zeigten oft die diesen Zellreihen benachbarten Zellen auch eine Plasmaansammlung, dieselbe war jedoch nicht akroskop, sondern gegen die Zellreihen selbst orientiert; es schien, daß der Antrieb zu dieser Ansammlung radial aus den mit Fibrillenbündeln versehenen Zellreihen sich in die benachbarten Zellen verbreitet hat.

Diese Beobachtungen beweisen zu Genüge, daß das Fibrillensystem an der Leitung des geotropischen Reizes beteiligt ist. Ich begnüge mich mit diesen Angaben, obzwar es wichtig wäre, zu untersuchen, ob auch andere Reize

Digitized by Google

von den Fibrillen geleitet werden. Das soll weiteren speciellen Arbeiten überlassen werden. Was die Fibrillen in der Plumula von Panicum betrifft, so ist es auffallend, daß eben in den Partien, wo dieselben am mächtigsten entwickelt sind, der geotropische Reiz geleitet wird, was mit Hilfe der von Fr. Darwin[1]) benutzten Methode leicht zu beweisen ist. Bekanntlich kann hier auch der heliotropische und traumatische Reiz basipetal geleitet werden, und es ist möglich, daß den Fibrillenbündeln auch hier eine reizleitende Funktion zukommt.

In den Organen, in welchen wir bisher die Fibrillen untersucht haben, finden thatsächlich häufig Reizleitungen statt, und es liegt a priori auf der Hand, die Funktion des Fibrillensystems mit denselben in Zusammenhang zu bringen. Es wäre jedoch möglich, daß Fibrillen auch in Organen vorkommen, wo überhaupt keine solchen Reizleitungen vor sich gehen. Ich habe z. B. in den jüngsten, teilweise noch meristematischen Internodien der aufrecht wachsenden Halme von Phragmites communis in den Procambialsträngen Plasmastränge gefunden, in denen zwar Fibrillen nicht

1) Darwin, F., On Geotropism and the Localisation of the Sensitive Region, Ann. of Bot., Vol. 13, 1899. Fast alle Zellen der Coleoptilenspitze von Panicum besitzen Stärkekörner, welche je nach der Lage der Plumula in den physikalisch unteren Teil der Zelle fallen und die Perception der Schwerkraftrichtung ermöglichen. Auch in der Stärkescheide der zwei Gefäßbündel reicht der perceptorische Apparat bis unter die Hälfte der Coleoptile. Eine Partie von Zellen mit Stärkekörnern, die sich wie specifisch schwerere Körper verhalten, findet sich unter der Insertion der Coleoptile. Aehnliches gilt für Avena, Sorghum, Setaria. In der Plumula von Avena habe ich ebenfalls Fibrillenbündel feststellen können.

Digitized by Google

sicher nachzuweisen waren, die jedoch durch ihre Form, Korrespondenz und Tingierbarkeit als thatsächliche Fibrillenbündel sich deuten ließen. Es konnten keine Anhaltspunkte gewonnen werden, daß in diesen Pflanzenteilen irgendwelche äußere Reize geleitet werden. Dieser Befund spricht scheinbar gegen die Richtigkeit der von uns vertretenen Meinung, daß das Fibrillensystem eine reizleitende Struktur vorstellt. Doch darf es nicht vergessen werden, daß auch innere Reize geleitet werden können, die meist als Gestaltungsreize zu bezeichnen sind und eine Einheitlichkeit im Bau und den Verrichtungen des Individuums, sowie auch innere Korrelationen zu vermitteln haben. Es wäre möglich, daß auch zur Leitung solcher Reize oder zur Erhaltung solcher gegenseitigen Beziehungen das Fibrillensystem in einem innigen Verhältnisse steht.

IX. Allgemeine Betrachtungen.

Es giebt bei den Pflanzen kein einheitliches Zellensystem, das sich ohne weiteres mit dem Nervensystem der höheren Metazoen vergleichen ließe. Man vermißt also bei den Pflanzen ein Zellensystem, das in seinem definitiven Zustande ausschließlich im Dienste der Reizperception, Reizleitung und Reaktionsauslösung stehen würde. Dennoch ist es merkwürdig, daß sich in pflanzlichen Zellen überhaupt reizleitende Strukturen entwickeln können, welche im Prinzip mit den reizleitenden Strukturen der höheren Metazoen übereinstimmen und den Reiz von der Perceptionsstelle in die motorische Zone übertragen können. Wir konnten nachweisen, daß mit dem Vorhandensein dieser Strukturen die Erscheinung zusammenhängt, daß sich der Reiz von der Erregungsstelle nicht gleichmäßig radiär verbreitet, sondern

Digitized by Google

in einer Richtung mit einer besonders großen Geschwindigkeit fortpflanzt. Doch sind diese reizleitenden Strukturen nicht auf ein bestimmtes Gewebe oder an besonders specialisierte Zellen beschränkt, vielmehr können sie bei einigen Pflanzen in fast allen Zellen des betreffenden Organes entwickelt sein. Man findet nur Anfänge einer thatsächlichen Specialisation bei einigen Arten, wo entweder die Fibrillen besonders mächtig in einem bestimmten Zellenkomplex entwickelt sind, oder sogar nur in bestimmten Zellen dieses Komplexes, wie es z. B. in den Wurzelspitzen von Aspidium und Woodwardia vorkommt. Gewöhnlich ist mit einer solchen Specialisation auch eine scharfe Differenzierung der reizleitenden Strukturen vom übrigen Cytoplasma verbunden, wie man es bei den eben genannten Pflanzen und auch bei Zanichellia und Trianea findet. Bei diesen Pflanzen könnte man vielleicht schon von einem reizleitenden Zellensystem sprechen; dasselbe stellt eine Leitungsbahn vor, welche vollständig den tierischen Bahnen analog gebaut und auf Zellen beschränkt ist, welche topographisch sowie entwickelungsgeschichtlich charakterisiert sind. Die Zellen, in welchen die Fibrillen entwickelt sind, lassen jedoch nach ihrer Funktion keine weitere Trennung in mehrere Gruppen zu, wie es nach Apáthy's Darstellung im Nervensystem der höheren Metazoen möglich ist. Dieselben Zellen, in welchen die Fibrillen erzeugt und ernährt werden, können aktiv an dem ganzen Erregungsvorgange bis zur Reaktion teilnehmen.

Die Stellen, wo ein gewisser Reiz percipiert werden soll, können bei den Pflanzen streng auf bestimmte Zonen lokalisiert erscheinen, ja es kann besondere Vorrichtungen geben, die als Sinnesorgane mit vollem Recht bezeichnet werden können. Die Beziehungen eines solchen Organes

Digitized by Google

zu den reizleitenden Strukturen lassen sich gut in der Wurzelspitze untersuchen. In typischen Wurzeln befindet sich das die Perception des geotropischen Reizes vermittelnde Organ in der Wurzelhaube und zwar meist in der sogen. Columella. Nahe an dieses Organ lassen sich Zellen verfolgen, die längsverlaufende Fibrillenbündel besitzen. Bis in die Zellen, aus welchen das Sinnesorgan zusammengesetzt ist, lassen sich meist die Fibrillen jedoch nicht verfolgen. Einerseits liegen zwischen den Sinneszellen und den leitenden Zellen meristematische, die Columella der Wurzelhaube erzeugende Elemente, andererseits findet man hier größere, relativ plasmaarme (mit großen Vakuolen versehene) und spärliche Teilungen aufweisende Zellen, welche das eigentliche Sinnesorgan von der Leitungsbahn trennen. Die Fortpflanzung der traumatropen Reaktion beweist jedoch, daß der Reiz aus der Columella der Wurzelhaube sehr leicht über diese Zellen sich zu denjenigen fortpflanzen kann, welche schon Fibrillenbündel besitzen. Dabei verbreitet sich jedoch der Reiz radiär, und erst in den mit Fibrillenbündeln versehenen Zellen pflanzt er sich longitudinal mit einer hervorragenden Geschwindigkeit fort. Bei weiteren Wurzeln (Vicia faba, Pisum sativum) fehlen jene größeren Zellen, und die Fibrillenbündel reichen direkt zu der Columella, in welcher die Perception des geotropischen Reizes hauptsächlich geschieht.

In anderen Wurzeln, z. B. bei Trianea, ist die Perceptionszone nicht streng lokalisiert. sie befindet sich im Periblem hinter dem Vegetationspunkt. Die Fibrillen durchlaufen die ganze Zone und reichen bis in den Teil der Wurzelspitze, welcher das intensivste Wachstum zeigt.

Wenn man, was den geotropischen Reiz betrifft, von speciellen Sinneszellen sprechen kann, die zu Zellenkomplexen

Digitized by Google

vereinigt sind, welche sich meist an einem Ende der Leitungsbahn befinden, so muß man als motorisches Organ die ganze wachstumsfähige Wurzelspitze (die Haube natürlich ausgenommen) bezeichnen. Dabei ist diese motorische Zone gegen die älteren Teile der Wurzel nicht streng begrenzt. Ein direkter Vergleich mit einem tierischen motorischen Organ ist nicht zulässig. Es läßt sich daher erwarten, daß auch das den Reiz übertragende Fibrillensystem in der motorischen Zone ganz anders endigen wird, als z. B. an einem tierischen Muskel. Man kann bei den Pflanzen thatsächlich abweichende, in mancher Hinsicht ihrem Bau angemessene Vorrichtungen in dieser Beziehung feststellen.

Die Perception der äußeren Reize geschieht bei den Pflanzen, wie Noll nachgewiesen hat, in der äußeren plasmatischen Hautschicht. Der Reiz verbreitet sich auch wohl zunächst in dieser Hautschicht, und soll er aus einer Zelle in die andere übertreten, so geschieht dies mit Hilfe der intercellulären Plasmabrücken, welche an die Hautschicht ansetzen und höchst wahrscheinlich einen gleichen Bau besitzen. Ob immer der Reiz aus den Hautschichten in das innere Cytoplasma übertritt, ist fraglich; daß es jedoch oft oder meist geschieht, beweisen die Veränderungen, die im Cytoplasma infolge des Reizes zustande kommen. Nun ist es merkwürdig, daß auch die Scheide, welche die homogene innere Fibrillensubstanz umhüllt, an fixierten Präparaten dieselben Eigenschaften zeigt, wie die Hautschicht; diese tritt kontinuierlich auf die Fibrillenscheide über, und es ist daher wahrscheinlich, daß die Vorgänge, welche sich in der Hautschicht abspielen, leicht auf die Fibrillenscheide übertreten können oder umgekehrt. Denken wir uns nun einen Reiz, welcher eine äußere plasmatische Hautschicht trifft: derselbe wird sich zunächst in derselben verbreiten (und

Digitized by Google

aus dieser wahrscheinlich in das Cytoplasma), wobei er auch auf die mit der Hautschicht verbundenen Fibrillenscheiden übertritt und in diesen sich bis zur nächsten Hautschicht, in welche die Fibrillenscheiden übergehen, verbreitet. Wenn er sich auch hier radiär verbreiten würde, so müßte er bald durch die intercellulären Plasmabrücken in die Hautschicht der nächsten Zelle gelangen und hier, da die Fibrillen, bezw. die Fibrillenscheiden korrespondieren, zunächst diese treffen und wiederum in denselben sich verbreiten. Da die Fibrillen in der Zelle ungefähr den kürzesten Weg von einer Querwand zur anderen einschlagen, so gelangen die Reizvorgänge in einer kürzeren Zeit zu derselben, als wenn sich dieselben bloß in der äußeren plasmatischen Hautschicht verbreiten würden. Diese Verhältnisse lassen sich gut aus der schematischen Textfig. 10 ersehen, wo die intercellulären Plasmabrücken ohne irgendwelche regelmäßige Beziehung zu den Fibrillen gezeichnet wurden, obzwar es möglich ist, daß solche Beziehungen bestehen.

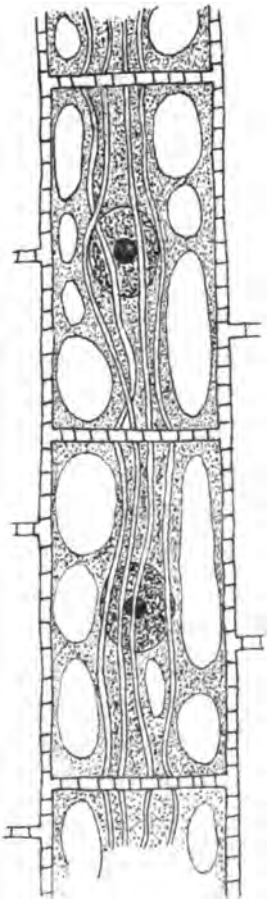


Fig. 10. Schematische Darstellung der longitudinal verlaufenden Fibrillen in der Wurzelspitze von Allium cepa. Die Zellwände sind übermäßig dick gezeichnet, um die intercellulären Plasmabrücken deutlich eintragen zu können.

Wenn sich der Reizvorgang thatsächlich in der angegebenen Weise verbreitet, so ist es klar, daß

Digitized by Google

im Fibrillensystem keine vollständig isolierte Leitungsbahn vorliegt, vielmehr daß der Reiz schon an den Querwänden Gelegenheit hat, in die äußeren Hautschichten überzutreten und von da in das Cytoplasma, weiter daß er sich auch aus den Fibrillenscheiden selbst in dasselbe ausbreiten kann. Daß keine isolierte Leitung zustande kommt, ist jedoch nach dem, was über die motorische Zone in der Wurzelspitze bemerkt wurde, vorteilhaft. Die Erregungszustände werden so über die ganze Zone, durch die die Fibrillenbündel verlaufen, verteilt, und es wird so ermöglicht, daß in dieser ganzen Zone die Reaktion auftritt. Die Vorteile, welche dennoch der Pflanze aus der Reizleitung mit Hilfe der Fibrillen erwachsen, bestehen einerseits darin, daß der Reiz schneller von einer Querwand zur anderen gelangt, als wenn er sich in den äußeren Hautschichten oder im Cytoplasma selbst verbreiten würde, wobei die Strömungen und Bewegungen, die im Cytoplasma vor sich gehen, wohl keine geradlinige radiäre Fortpflanzung zulassen, daß weiter dadurch eine schnelle Fortpflanzung in bestimmten festen Bahnen erreicht wird; und schließlich ist es wahrscheinlich, daß auch eine genug große Intensität des Reizes auf eine beträchtlichere Entfernung von der Erregungsstelle erreicht wird, wenn der Reiz auf die kleinen Flächen der Fibrillenscheiden beschränkt bleibt.

Wie man sieht, würde es sich bei dem Fibrillensystem um keine prinzipiell neuen Vorrichtungen der höheren Pflanzen den niederen gegenüber handeln, sondern bloß um eine rationelle Ausnutzung und Vervollkommnung dessen, was auch bei den niedrigsten Pflanzen vorkommt, wenigstens bei denjenigen, welche eine sensible differenzierte äußere Hautschicht besitzen.

Wenn thatsächlich die Fibrillenscheiden bei der Reiz-

Digitized by Google

leitung aktiv thätig sind, so ließe sich dies gut mit der von Strasburger vertretenen Ansicht über die Bedeutung der Plasmastrukturen in Beziehung bringen. Die Hautschichten kann man Strasburger's Ansicht nach zu den kinoplasmatischen Strukturen rechnen, zu denen also auch die Fibrillenscheiden gehören würden. Sehr wahrscheinlich wird dies dadurch gemacht, daß durch die Einwirkung niedriger Temperaturen die Fibrillen körnig werden und sich in erythrophile Körper umwandeln, welche mit den Nukleolen manches gemeinsam haben. Und ebensolche Körper entstehen durch die Einwirkung niedriger Temperaturen aus den achromatischen Fäserchen der Teilungsfigur, welche kinoplasmatisch sind. Gewisse Beziehungen zwischen den äußeren plasmatischen Hautschichten, den Fibrillenscheiden und kinoplasmatischen Fäserchen lassen sich also nicht verkennen, und Strasburger's Theorie von der physiologischen Bedeutung der kinoplasmatischen Differenzierungen findet hierin ebenfalls eine Stütze.

Bisher haben wir nicht über die homogene, eigentliche Fibrillensubstanz und ihre Bedeutung gesprochen. Wären die bisherigen Auseinandersetzungen richtig, so würde derselben bloß die Bedeutung einer Stütze der Fibrillenscheide zukommen, an der Reizleitung selbst wäre sie nicht beteiligt. Es ist aber auch möglich, daß die Fibrillen, d. h. die innere homogene Substanz, den Reiz leiten und die Scheide nur isolierend wirkt. Daß diese Isolation nicht vollständig sein könnte, ist schon daraus zu folgern, weil in den Zellen, durch welche der Reiz mit Hilfe der Fibrillen geleitet wird, eine Reaktion auftritt. Es giebt an den Fibrillen, besonders nahe bei den Querwänden, sehr regelmäßig Stellen, wo ihre Scheiden sehr dünn sind, und wo die Isolation nicht vollständig sein könnte. Schließlich

Digitized by Google

wäre es auch möglich, daß das Zusammenwirken der homogenen Fibrillensubstanz und der kyanophilen Substanz die Reizleitung ermöglicht. Obzwar bisher eine sichere Entscheidung hierin nicht möglich ist, so sprechen doch die meisten Thatsachen dafür, daß die Fibrillenscheide in irgend welcher Weise an der Reizleitung aktiv beteiligt ist.

Daß es in den Organen, in welchen die Fibrillenbündel vorkommen, nicht streng lokalisierte motorische Zonen giebt, wurde schon hervorgehoben. Die Reaktion erstreckt sich auf die ganze Zone, durch welche die Fibrillen verlaufen. Wie der Reiz den Zellen übermittelt wird, darüber läßt sich nichts Bestimmtes sagen. So viel ist sicher, daß er sowohl dem Kerne als auch dem Cytoplasma übermittelt werden kann, wie dies die Erscheinungen, welche als traumatrope Reaktion bezeichnet werden, zu Genüge beweisen. Die biologisch wichtigste Reaktion tritt jedoch meist als eine Krümmungsbewegung auf, wobei in den von uns untersuchten Organen zunächst die Veränderung der Membranen auftritt, es mag dies ihre Qualität oder ihr Wachstum betreffen. Nun haben einige Untersuchungen (Haberlandt, Townsend) bewiesen, daß bei dem Wachstum der Zellmembran dem Kerne eine wichtige Funktion zukommt. Und mit dem Kerne treten die Fibrillen meist in eine innige Berührung, so daß es nicht unwahrscheinlich ist, daß diese Berührung für die Auslösung der Reaktion eine gewisse Bedeutung hat. Der Reiz tritt aus den Fibrillen auf den Kern über, und durch die Vermittelung desselben werden in den Zellmembranen Vorgänge hervorgebracht, welche zur definitiven Reaktion führen. Es ist jedoch auch möglich, daß die Beziehungen des Zellkernes zum Fibrillenbündel eine andere Bedeutung haben, diejenige nämlich, daß bei der Bildung und dem Wachstum der Fibrillen der

Digitized by Google

Kern irgend welche Rolle spielt. Für die Richtigkeit dieser Ansicht spricht der Umstand, daß in älteren Zellen der Kern häufig (Cucurbita) nicht mehr in einer solchen innigen Beziehung zu dem Kerne steht, wie in jüngeren Zellen. Immerhin werden die Beziehungen zwischen dem Kerne und dem Fibrillensystem nicht ohne Bedeutung sein.

Wenn wir die bisherigen Resultate übersehen, so gelangen wir zum Schlusse, daß das Fibrillensystem eine für die Pflanzen und ihre innere Organisation höchst zweckmäßige Vorrichtung vorstellt. Es ermöglicht eine schnelle Reizleitung in bestimmten Richtungen, ohne die Reizvorgänge auf die Leitungsbahn vollständig zu isolieren. Die Fibrillen treten mit dem Kerne meist in eine innige Berührung, so daß die Reaktion, bei deren Zustandekommen der Kern eine wichtige Rolle spielt, leicht ausgelöst werden kann. Eine weitere merkwürdige Zweckmäßigkeit tritt noch darin auf, daß das Fibrillensystem dem unfertigen, embryonalen Zustande der Organe, in welchen es vorkommt, angepaßt ist. Bei den Metazoen bildet das Nervensystem ein für das Individuum konstantes, meist sein ganzes Leben hindurch fungierendes Gewebe, das nach seiner definitiven Ausbildung nur unscheinbaren Veränderungen unterworfen ist. Hingegen beteiligen sich in der Wurzelspitze immer neue Zellen an der Bildung der Fibrillenbündel; gleichen Schrittes mit dem Wachstum der Wurzelspitze und mit der Neubildung der Zellen in derselben treten immer neue Zellen als Glieder der Leitungsbahnen auf, wogegen die älteren die Leitungsfähigkeit verlieren, da die Fibrillen in denselben degenerieren. Ein stetiger Funktionswechsel der Zellen geht hier vor sich. Auch dies ist eine zweckmäßige Einrichtung. Die Fibrillen reichen von der Perceptionszone bis etwa zur Zone, die der intensivsten Reaktion fähig ist,

Digitized by Google

und nicht weiter in die älteren Teile, deren Reaktionsfähigkeit schon erloschen ist. In der Zelle bestehen und fungieren also die Fibrillen nur transitorisch, und es ist möglich, daß mit dieser Eigenschaft derselben auch die Erscheinung zusammenhängt, daß sie durch äußere Eingriffe relativ leicht zur Desorganisation gebracht werden.

Das ganze Fibrillensystem ist eine höchst veränderliche, transitorische Vorrichtung; daß es jedoch ein bloßer Ausdruck einer physiologischen Funktion ist, scheint nicht wahrscheinlich zu sein.

Daß es durch die Funktion selbst verstärkt und zur mächtigeren Entwickelung gebracht werden kann, ist nicht a priori zu leugnen. Es wird ja auch für das tierische Nervensystem angenommen, daß in demselben durch funktionelle Anpassung entweder schon bestehende Bahnen und speciell die Fibrillen oder Fibrillenbündel verstärkt oder ganz neu gebildet werden können. Bei den Pflanzen, wo die Verhältnisse der Reizvorgänge viel einfacher liegen als bei den Tieren, wird sich der Einfluß des funktionellen Reizes viel bequemer nachweisen lassen. Ich habe thatsächlich beobachtet, daß die eine längere Zeit (30 Minuten) horizontal liegenden Wurzeln von Allium etwas mächtigere Fibrillenbündel besaßen als diejenigen, welche sich in der Ruhelage befanden, und nach der schon betonten Veränderlichkeit des Fibrillensystems ist es nicht unwahrscheinlich, daß schon binnen dieser 30 Minuten eine funktionelle Anpassung stattgefunden hat.

Nicht unberührt darf hier die Fähigkeit der Pflanzenorgane gelassen werden, den Reiz radiär von der Erregungsstelle zu leiten. Wie wir gesehen haben, wird der Reiz auch in der Wurzelspitze radiär geleitet, also in einem Organe, das ein mächtig entwickeltes Fibrillensystem ent-

Digitized by Google

hält. Wenn diese Fähigkeit für den geotropischen Reiz unter normalen Verhältnissen keine besonderen Vorteile bietet, so sind solche sicher dann vorhanden, wenn andere, einseitig die Wurzelspitze treffende Reize geleitet werden. Die radiäre Fortpflanzung ermöglicht hier besonders eine Verbreitung des Erregungszustandes in der Querrichtung, und wir haben feststellen können, daß sich von den so gereizten Zellen aus der Reiz longitudinal schnell verbreitet. Es wird so die ganze Wurzelspitze einheitlich in den Erregungszustand gebracht. Unter abnormen Verhältnissen, besonders wenn durch Verwundung eine Kontinuität des Fibrillensystems unterbrochen wird, ist jedoch eine radiäre Reizleitung vorteilhaft, weil dadurch die unterbrochene longitudinale Kontinuität durch radiäre Bahnen hergestellt werden kann. Thatsächlich hat Czapek bewiesen, daß sich der geotropische Reiz in solchen Bahnen fortpflanzen kann.

Es ist gewiß wichtig, daß bei den Pflanzen reizleitende Strukturen vorkommen, welche in mancher Hinsicht den tierischen Leitungsbahnen gleich gebaut sind. Wenn bisher als einer der fundamentalen Unterschiede zwischen Tier und Pflanze angeführt wird, daß das Tier u. a. durch den Besitz von Nervenzellen der Pflanze gegenüber überlegen ist[1]), so erscheint jetzt dieser Unterschied nicht mehr unüberbrückbar, auch wenn die Aehnlichkeit zwischen den tierischen und pflanzlichen reizleitenden Fibrillen eine rein formale, äußere wäre.

---

1) z. B. Reinke, J., Deutsche Rundschau, 1900, Heft 5, p. 238.

Digitized by Google

Tafelerklärung.

(Zur Untersuchung wurde ein Reichert'sches Mikroskop benutzt. Die Figuren wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates gezeichnet).

Tafel I.

Fig. 1. Centrale Zellreihe aus dem Plerom der Wurzelspitze von Equisetum arvense. Bei x ist der Kern in einen Fortsatz ausgezogen. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 4.

Fig. 2. Zwei Zellen der großen Zellreihe aus dem Plerom der Wurzelspitze von Allium cepa mit normalen Fibrillenbündeln. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 8.

Fig. 3. Aus dem Plerom der Wurzelspitze von Zanichellia palustris. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 4.

Fig. 4. Große Zellreihe aus dem Plerom der Wurzelspitze von Aspidium decussatum. T = Scheitelzelle. Obj. 6, Komp.-Ok. 4.

Fig. 5. Fibrillenbündel mit dem Kern aus einer großen Plerom-zelle der Wurzelspitze von Aspidium decussatum. Das Bündel ist 0,8 mm lang. Obj. 8, Ok. 4.

Fig. 6. Aus dem Plerom der Wurzelspitze von Cucurbita melopepo, 0,9 mm vom Vegetationspunkt entfernt. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Ok. 2.

Fig. 7. Pleromzelle von Cucurbita melopepo, 1,5 mm vom Vegetationspunkt entfernt, aus der künftigen Holz-partie. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 4.

Digitized by Google

Fig. 8, 9. Aus der vierten Periblemreihe der Wurzelspitze von Allium cepa, 0,9 mm vom Vegetationspunkt. Fig. 8 aus einem Tangentialschnitt (Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 8), Fig. 9 aus einem Radialschnitt (Obj. imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 4).

Fig. 10. Querschnitt durch eine Epidermalzelle des Mesokotyls von Panicum miliaceum. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 4.

Fig. 11. Aus dem Plerom der Wurzelspitze von Roripa amphibia, 2 mm vom Vegetationspunkt. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 4.

Fig. 12. Aus dem Plerom der Wurzelspitze von Solanum tuberosum. Das Fibrillenbündel ist baumartig verästelt. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 4.

Fig. 13. Aus der kleineren Zellreihe des Pleroms der Wurzelspitze von Equisetum arvense. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 4.

Tafel II.

Fig. 14—16. Centrale Zellenreihe aus dem Plerom der Wurzelspitze von Allium cepa, vom Vegetationspunkt beginnend (*V*), bis 1,6 mm weit. Die Teile x, x und x_1, x_1 gehören zu einander. Obj. 4, Ok. 2.

Fig. 17. Aus dem inneren Periblem der Wurzelspitze von Allium cepa. Die Wurzel wurde bei 20° C verwundet und nach $^1/_2$ Stunde fixiert. Die Kerne sind, das Spirem ausgenommen, in einer traumatropen Lage. Obj. 8, Ok. 2.

Fig. 18, 19. Centrale Zellreihe von Allium cepa, aus einer verwundeten und nach 45 Min. fixierten, am Lichte wachsenden Wurzelspitze. Die Zellenreihe beginnt 0,44 mm vom Vegetationspunkt und reicht 0,9 mm weit. Die Zellen x, x gehören zu einander.

Fig. 20. Aus der centralen Zellreihe des Pleroms von Allium cepa, 0,6 mm vom Vegetationspunkt entfernt. In der Zelle sieht man einzelne Fibrillen. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 8, Tubuslänge 160 mm.

Digitized by Google

Fig. 21. Aus einer centralen Zellenreihe des Pleroms der Wurzelspitze von Allium cepa, um das Verhalten der Fibrillen an einer Querwand zu zeigen. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Ok. komp. 8.

Fig. 22, 23. Aus dem Plerom der Wurzelspitze von Cucurbita melopepo, Fig. 22 0,5 mm, Fig. 23 0,8 mm vom Vegetationspunkt entfernt. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Ok. 2.

Fig. 24, 25. Aus der großen Pleromreihe der Wurzelspitze von Trianea bogotensis, 2 mm vom Vegetationspunkt. Fig. 24 Obj. 6, Ok. 2, Fig. 25 Obj. 8, Ok. 4.

Fig. 26. Ein Teil des Fibrillenbündels mit dem Zellkern aus der großen Pleromreihe von Trianea bogotensis. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Ok. 4.

Fig. 27. Fibrillen in der Nähe des Zellkernes in einer großen Pleromzelle von Cucurbita pepo. Obj. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 8, Tubuslänge 160 mm.

Fig. 28. Pleromzelle aus der Wurzelspitze von Cucurbita pepo, mit einem Fibrillenbündel. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Ok. 4.

Fig. 29. Aus der centralen Zellenreihe einer Wurzelspitze von Allium, die verwundet und nach 2 Stunden fixiert wurde, 2,1 mm von der Wundfläche. Obj. 8, Ok. 2.

Fig. 30. Dermatogenzelle aus der Wurzelspitze von Allium mit radial verlaufenden Fibrillen. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 4.

Fig. 31. Fibrillen in einer Pleromzelle von Trianea. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 8, Tubuslänge 360 mm.

Fig. 32. Periblemzellen aus einer Wurzelspitze, die bei 9° C gewachsen ist, verwundet und nach 45 Min. fixiert wurde. Die Fibrillenbündel sind in homogene Körper umgewandelt (0,57 mm von der Wundfläche entfernt.) Obj 8, Ok. 2.

Fig. 33. Große Pleromzelle aus derselben Wurzelspitze, 0,99 mm von der Wundfläche. Der Kern und der erythroplile Körper in traumatroper Lage.

Fig. 34. Epidermalzelle aus dem Mesokotyl von Panicum miliaceum. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Ok. 8.

Digitized by Google

Fig. 35. Aus dem Plerom der Wurzelspitze von Pisum sativum, 1 mm vom Vegetationspunkt. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Ok. 4.

Tafel III.

Fig. 36. Große Pleromzellen aus der Wurzelspitze von Solanum tuberosum. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 4.

Fig. 37. Große Pleromzelle aus der Wurzelspitze von Aspidium decussatum mit einem an der Querwand in einzelne Fibrillen sich auflösenden Fibrillenbündel. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Ok. 8.

Fig. 38. Aus dem Plerom von Cucurbita pepo, 2 mm vom Vegetationspunkt. Obj. Imm. $^1/_{18}$, Ok. 8.

Fig. 39, 40. Aus dem Plerom der Wurzelspitze von Pisum sativum, 0,6 mm vom Vegetationspunkt. Fig. 39 Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 4, Fig. 40, einzelne Fibrillen, Obj. Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 8, Tubuslänge 160 mm.

Fig. 41, 42, 44. Aus dem Plerom der Wurzelspitze von Roripa amphibia, Fig. 41 aus einer rel. Nebenwurzel (1. Grades). Obj. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 4.

Fig. 43. Epidermalzelle aus der Basis der Coleoptile von Panicum miliaceum. Obj. $^1/_{18}$, Komp.-Ok. 8.

Fig. 45—48. Querschnitte durch Kerne der älteren großen Pleromzellen aus der Wurzelspitze von Aspidium decussatum (45, 46), Woodwardia radicans (47) und Zanichellia palustris (48). Obj. 8, Ok. 4.

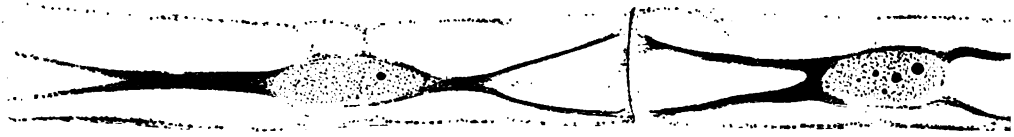
Digitized by Google

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2138

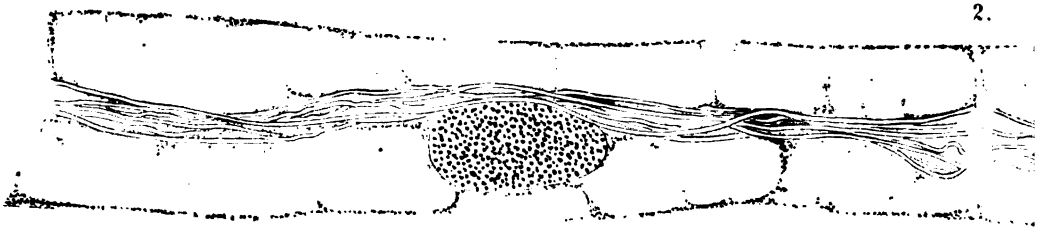
Digitized by Google

Digitized by Google

1.



2.



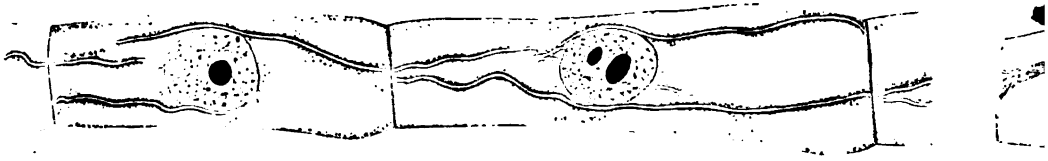
3.

4.

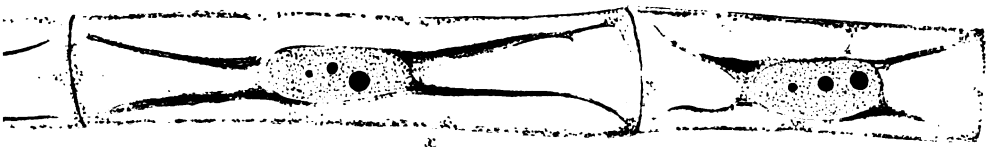
5.

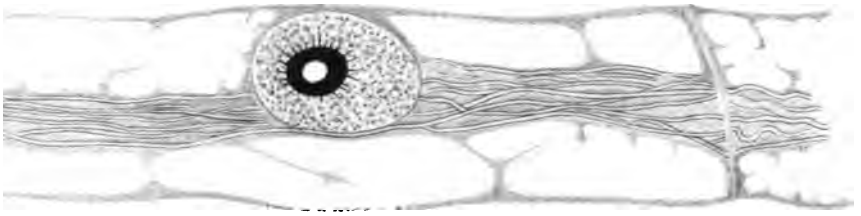
6.

8.



Digitized by Google

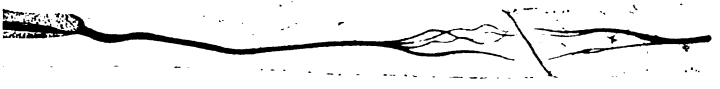




10.

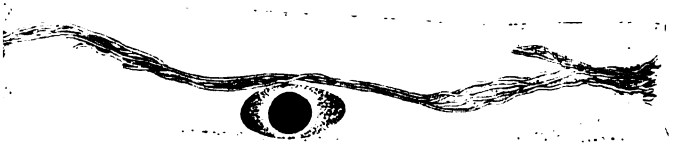
11.

13.

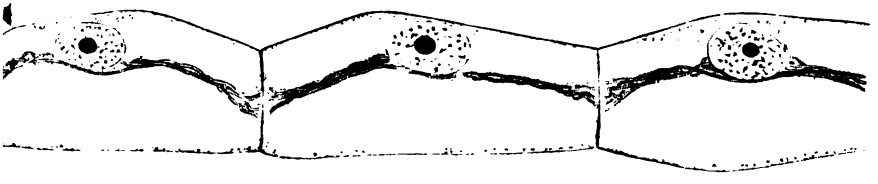


12.

7.



9.

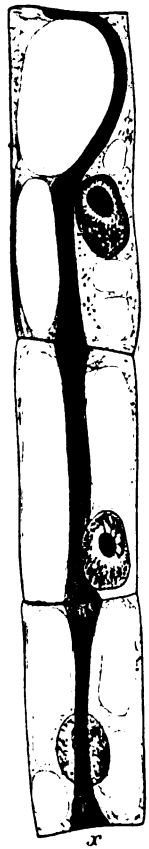


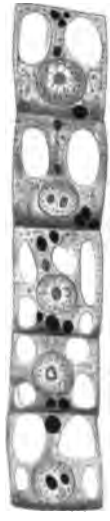
Fischer

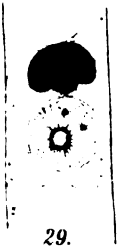
Digitized by Google

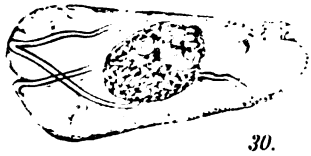
Digitized by Google

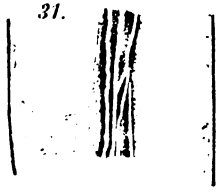
Digitized by Google









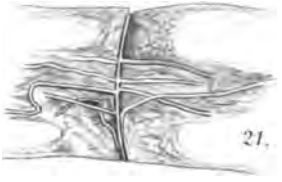


Digitized by Google

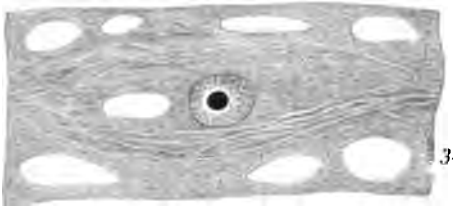
20.

22.

23.



21.



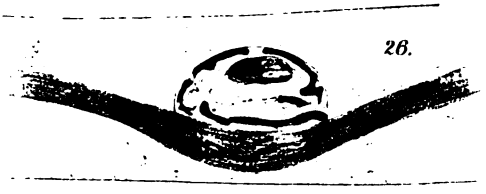
34.

24.

27.

28.

25.

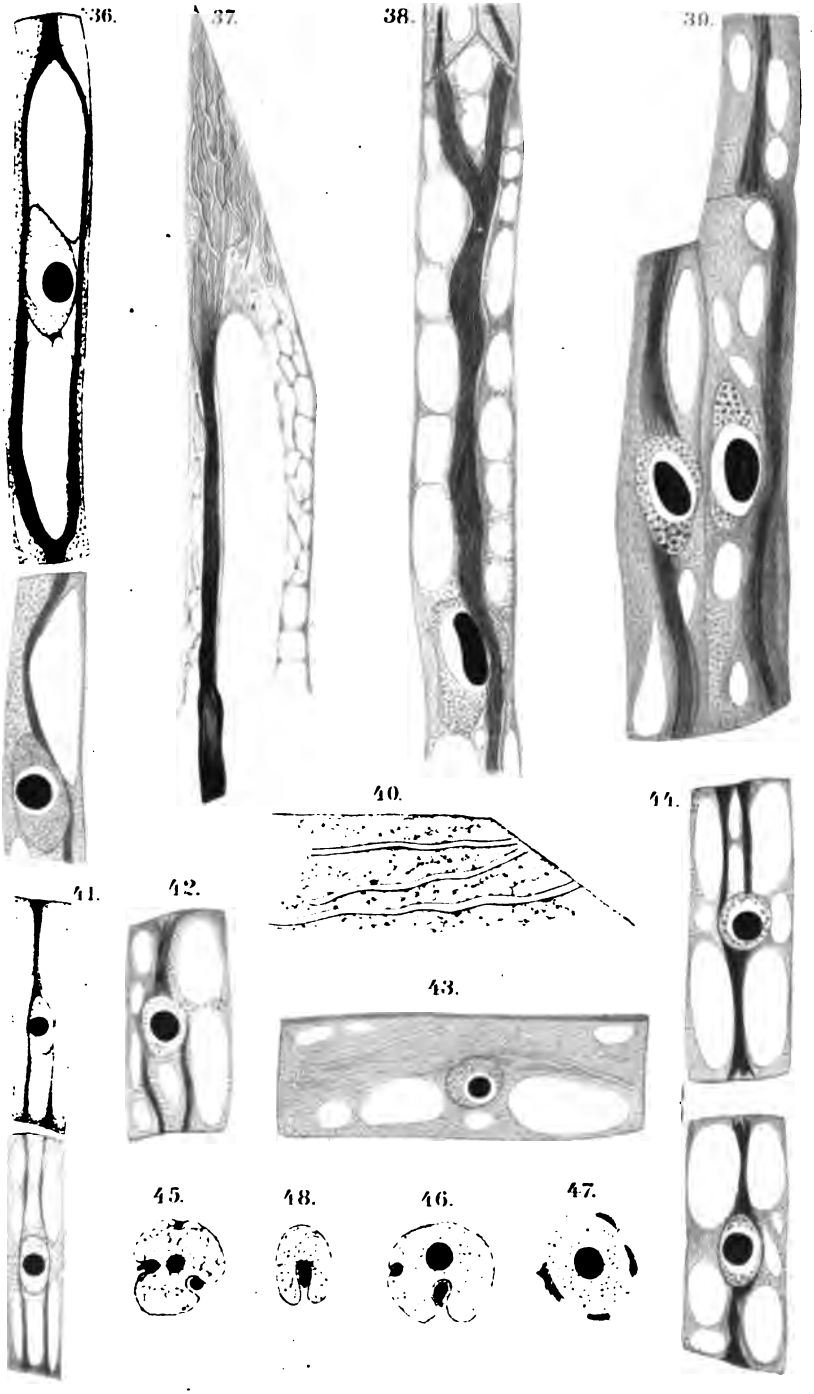


26.

35.

Digitized by Google

Digitized by Google



Gustav Fischer

Digitized by Google

Digitized by Google